N° d'enregistrement
du C.N.R.S. :

THESE

DE DOCTORAT D'ETAT ES SCIENCES NATURELLES

présentée

A L'UNIVERSITE D'AIX-MARSEILLE

par

S e r g e F R O N T I E R

pour obtenir
LE GRADE DE DOCTEUR ES-SCIENCES

=*=*=*=*=*=*=*

CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE D'UN ECOSYSTEME NERITIQUE TROPICAL : ETUDE DESCRIPTIVE ET STATISTIQUE DU PEUPLEMENT ZOOPLANCTONIQUE DE LA REGION DE NOSY BE (MADAGASCAR).

=*=*=*=*=*=*=*

Soutenue le 15 Juin 1974, devant la Commission d'Examen :

MM. J.-M. PERES	Président
A. BOURDILLON	Examinateur
Mme. M.-J. LAURENT	Invités
M. P. BOUGIS	

N° d'enregistrement
du C.N.R.S. :

THESE

DE DOCTORAT D'ETAT ES SCIENCES NATURELLES

présentée

A L'UNIVERSITE D'AIX-MARSEILLE

par

S e r g e F R O N T I E R

pour obtenir
LE GRADE DE DOCTEUR ES-SCIENCES

=*=*=*=*=*=*=*

CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE D'UN ECOSYSTEME NERITIQUE TROPICAL : ETUDE DESCRIPTIVE ET STATISTIQUE DU PEUPLEMENT ZOOPLANCTONIQUE DE LA REGION DE NOSY BE (MADAGASCAR).

=*=*=*=*=*=*=*

Soutenue le 15 Juin 1974, devant la Commission d'Examen :

MM. J.-M. PERES	Président
A. BOURDILLON	Examinateur
Mme. M.-J. LAURENT	Invités
M. P. BOUGIS	

PEUPLEMENT ZOOPLANCTONIQUE
DE LA REGION DE NOSY BE

Etude descriptive et statistique

S. FRONTIER

ORSTOM

1975

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE D'UN ECOSYSTEME NERITIQUE TROPICAL :

ETUDE DESCRIPTIVE ET STATISTIQUE DU PEUPLEMENT ZOOPLANCTONIQUE DE LA REGION DE NOSY BE (MADAGASCAR).

S O M M A I R E

pages

INTRODUCTION..... 1

PREMIERE PARTIE : Description de l'environnement physico-chimique et biologique..... 6
1 - Topographie et bathymétrie..... 8
2 - Climatologie, hydrographie..... 10
3 - Nature et peuplement des fonds..... 13
4 - Mouvements de la mer..... 14
4-1 - Houle et vagues..... 14
4-2 - Marées..... 15
4-3 - Courants généraux..... 15
5 - Conditions et régimes hydrologiques au large..... 15
6 - Conditions et régimes hydrologiques généraux sur le plateau continental..... 18
6-1 - Température et salinité..... 18
6-2 - Oxygène..... 28
6-3 - Turbidité..... 28
7 - Régime hydrologique dans les baies..... 29
7-1 - Baie d'Ambaro..... 29
7-1-1 - Gradients de salinité..... 29
7-1-2 - Implications dynamiques du régime hydrologique : circulations "estuaire" et "anti-estuaire"..... 32
7-2 - Baie d'Ampasindava..... 36
8 - Sels nutritifs..... 36
9 - Phytoplancton et production primaire..... 40

DEUXIEME PARTIE : Méthodes employées dans l'étude du zooplancton..... 45
1 - Méthodologie des prélèvements ; récapitulation synoptique des observations..... 45
2 - Mesures de l'abondance planctonique..... 47
2-1 - Comptages précis..... 49
2-1-1 - Méthode de comptage..... 49
2-1-2 - Etude empirique de la variabilité des résultats de comptage..... 49

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41549012_0001

2-1-3 - Calcul de l'erreur statistique de comptage..... 53
2-2 - Cotations d'abondance..... 57
2-3 - Mesure du poids sec..... 59
3 - Traitement des données..... 64
3-1 - Echelle graphique utilisée pour la représentation des abondances (choix d'une métrique pour la mesure des abondances)..... 64
3-2 - Evaluation de la quantité totale d'organismes dans un secteur limité..... 66
3-3 - Analyse des multivariables..... 70

TROISIEME PARTIE : Peuplement zooplanctonique des eaux néritiques et proche-océaniques de la région de Nosy Be..... 72
1 - Cladocères et Pseudeuphausia latifrons..... 73
1-1 - Etude d'une radiale côte-océan..... 74
1-2 - Répartitions spatio-temporelles aux stations 3, 4 et 11..... 77
1-3 - Cycle annuel des Cladocères en baie d'Ambaro.. 79
1-4 - Schéma de la répartition écologique des Cladocères dans le région de Nosy Be..... 81
1-5 - Conclusion..... 84
2 - Ptéropodes, Hétéropodes..... 87
A) Espèces holonéritiques et néritiques-internes..... 87
A-1 - Creseis acicula..... 88
A-1-1 - Etude d'une radiale côte-large..... 88
A-1-2 - Répartition verticale..... 89
A-1-3 - Variations d'abondance en diverses stations néritiques et proche-océaniques..... 89
A-1-4 - Etude d'un cycle annuel en baie d'Ambaro..... 92
A-2 - Creseis chierchiae..... 96
A-2-1 - Etude d'une radiale côte-large..... 96
A-2-2 - Répartition verticale..... 97
A-2-3 - Variations d'abondance en diverses stations néritiques et proche-océaniques..... 97
A-2-4 - Etude d'un cycle annuel en baie d'Ambaro..... 100
A-3 - Pneumodermopsis sp..... 101
A-4 - Atlanta gaudichaudi..... 101
B) Espèces néritiques-externes et océaniques-tolérantes..... 104
LIMACINIDAE..... 105
B-1 - Limacina inflata..... 105
B-1-1 - Cycle annuel en diverses stations néritiques et proche-océaniques..... 105
B-1-2 - Phénomènes constatés au large..... 107
B-1-3 - Pénétration sur le plateau continental..... 108
B-1-4 - Sténohalinité, eurythermie..... 109

B-2 - Limacina trochiformis..... 110
B-3 - Limacina bulimoides..... 111
B-4 - Limacina lesueuri..... 112
CAVOLINIDAE..... 112
B-5 - Cavolinia longirostris longirostris..... 112
B-6 - Formes océaniques tolérantes..... 112
B-7 - Formes rencontrées exceptionnellement en zone néritique..... 113
PSEUDOTHECOSOMES..... 113
GYMNOSOMES..... 113
HETEROPODES..... 113
Conclusions..... 114
3 - Autres groupes..... 116
3-1 - Hydroméduses..... 116
3-2 - Siphonophores..... 116
3-3 - Cténaires..... 116
3-4 - Chaetognathes..... 121
3-5 - Annélides Polychaetes..... 125
3-6 - Copépodes..... 129
3-7 - Euphausiacés..... 135
3-8 - Larves de Crustacés Stomatopodes et Décapodes (Sergestidae exclus)..... 137
3-9 - Sergestidae..... 137
3-9-1 - Sergestinae..... 137
3-9-2 - Luciferinae..... 143
3-10 - Appendiculaires..... 146
3-11 - Thaliacés..... 148
3-11-1 - Salpes..... 148
3-11-2 - Dolioles..... 150
3-12 - Zooplancton total..... 150
4 - Essai de synthèse..... 159
4-1 - Récapitulation..... 159
4-2 - Questions ouvertes..... 163
4-3 - Comparaison avec d'autres régions néritiques tropicales..... 166
4-3-1 - Madagascar..... 166
4-3-2 - Côte est-africaine..... 167
4-3-3 - Golfe Persique..... 167
4-3-4 - Pakistan et côte ouest de l'Inde.... 168
4-3-5 - Côte est de l'Inde..... 170
4-3-6 - Indonésie..... 172
4-3-7 - Océan Pacifique..... 174
4-3-8 - Rive américaine de l'Atlantique..... 176
4-3-9 - Rive africaine de l'Atlantique..... 178
4-4 - Conclusions..... 180

QUATRIEME PARTIE : Etude statistique de la dispersion du zooplancton... 183
1 - Terminologie..... 183
2 - Justification du modèle probabiliste en écologie..... 185
3 - Analyse statistique de quelques séries de récoltes..... 188

3-1 - Etude empirique de la surdispersion..... 190
3-2 - Loi de Taylor généralisée..... 192
3-3 - Etude d'une série de 32 récoltes successives en un même point..... 198
3-3-1 - Corrélation moyenne-variance pour des groupes de 4 récoltes successives 198
3-3-2 - Corrélation moyenne-variance dans des conditions plus spécifiques..... 203
3-3-3 - Corrélation moyenne-variance dans des conditions moins homogènes d'échantillonnage..... 203
3-4 - Etude d'une série de 64 récoltes sur un quadrillage de 16 stations..... 205
3-4-1 - Corrélation moyenne-variance en une station..... 205
3-4-2 - Corrélation moyenne-variance sur un carré de 1 mille et sur le carré de 7 milles..... 208
3-5 - Etude d'une série de 10 récoltes en un même point 208
3-6 - Recherche d'une solution analytique : loi 'Poisson-log-normale' de CASSIE..... 211
3-7 - Conclusions..... 214
3-8 - Annexe : table des valeurs approximatives de $\log_{10}^{1,5}(n+1)$ et $\log_{10}^{2}(n+1)$..... 215
4 - Précisions sur la variation de la variance en fonction de l'échelle d'observation..... 223
5 - Analyses en composantes principales des données planctologiques recueillies lors des quadrillages de la baie d'Ambaro..... 229
5-1 - Normalisation des variables..... 230
5-2 - Valeurs et vecteurs propres ; détermination du nombre de vecteurs "significatifs"..... 231
5-3 - Interprétation des premiers axes..... 240

CONCLUSION GENERALE..... 248

BIBLIOGRAPHIE..... 252

INTRODUCTION

L'océan tropical se caractérise, par rapport aux zones tempérées et froides, par une couche de surface écologiquement voisine du climax, se maintenant à un niveau constamment faible en sels nutritifs et en biomasse, et dans lequel les variations temporelles des divers éléments sont de faible amplitude, et peu décalées les unes par rapport aux autres (voir par exemple TRANTER, 1971, 1973).

Font exception à ce schéma les zones constituant des sources de fertilisation. Celles-ci se caractérisent au contraire par des valeurs de production élevées, et généralement par des fluctuations saisonnières marquées. Deux types de régions répondent à ce cas : les régions de remontée d'eau, et les régions côtières recevant le produit du drainage du continent par l'eau de ruissellement. Notre étude se rapporte à ce dernier type. La région néritique bordant la côte nord-ouest de Madagascar nous apparaît comme un secteur à influence côtière prédominante. Nous avons tenté d'y décrire les modalités et les rythmes de l'eutrophisation en suivant les variations qualitatives et quantitatives du Zooplancton.

Ce travail s'intègre dans le programme de recherche du Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy Be, de 1962 à 1972. Les résultats ont été publiés en partie ; nous les reprenons ici dans leur ensemble et sous une forme synthétique.

★

Le zooplancton tropical est, aujourd'hui encore, surtout connu sous son aspect systématique et zoogéographique, en grande partie grâce aux expéditions qui, depuis un siècle, ont sillonné les océans. Des études intégrées récentes, telles que l'Expédition Internationale de l'Océan Indien (1962-1963), et actuellement l'étude des grands upwellings africains, s'attachent à décrire des phénomènes se produisant essentiellement au large. Le milieu néritique tropical reste très mal connu.

Le premier cycle annuel complet d'observations zooplanctoniques en milieu néritique tropical date de l'Expédition de la Grande Barriere d'Australie (juillet 1928 - juillet 1929). Divers groupes zoologiques

ont été étudiés séparément, et nous mentionnerons les contributions de RUSSELL et COLMAN (1934, 1935) sur les caractéristiques générales du peuplement planctonique et ses variations saisonnières.

Dans la région de Singapour, THAM AH KOW (1953) donne un "calendrier planctonique". Puis WICKSTEAD (1958, 1961, 1968) publie une description approfondie des variations saisonnières d'abondance de nombreux taxons ; la période décrite va de juin 1955 à août 1956. Le même auteur étudie ensuite un cycle annuel (mars 1960 - avril 1961) dans les eaux de Zanzibar, mais peu de résultats se trouvent actuellement publiés (WICKSTEAD, 1963 a et b, 1968). Mentionnons enfin, pour l'Océan Indien, les nombreux auteurs ayant travaillé sur la côte de l'Inde : GANAPATI (1954 à 1958), GEORGE (1952 à 1958), NAIR (1943 à 1954), PRASAD (1954 à 1967), et d'autres que nous citerons au cours de cet exposé.

Sur la côte ouest-africaine, des observations écologiques et des cycles annuels sont réalisés par BAINBRIDGE (1960, 1964) en Sierra-Léone et au Nigéria, SEGUIN (1966, 1970 en Côte d'Ivoire et au Sénégal, BINET, DESSIER (1968 à 1972) au Congo et en Côte d'Ivoire.

Le zooplancton du golfe de Cariaco (Vénézuéla) est étudié par LEGARÉ (1961) et par ZOPPI (1961), malheureusement sur une période de quelques mois seulement (mai à novembre 1960) ; SIMPSON et GRIFFITHS (1971) donnent par la suite des indications sur les variations saisonnières de biomasse zooplanctonique entre août 1959 et août 1961.

C'est dans le Pacifique que nous trouvons le moins de renseignements concernant le zooplancton néritique tropical. Les travaux de FORSBERGH (1963, 1969) sur le Golfe de Panama ne portent que sur le phytoplancton et sur la biomasse zooplanctonique.

A ces travaux relativement extensifs, s'ajoutent des observations dispersées se rapportant au plateau continental et au voisinage des îles, dans l'Atlantique tropical et l'Indopacifique. Elles entrent généralement dans le cadre d'études systématiques, et mettent en évidence la spécificité de la faune néritique.

★

Le travail que nous présentons ici est une tentative de synthèse, portant sur neuf ans (mars 1963 - avril 1972) d'observation du zooplancton dans la région de Nosy Be (côte nord-ouest de Madagascar). La région étudiée présente de nombreuses analogies avec les côtes de l'Inde, l'Indonésie et la Grande Barrière, mais aussi des différences notables.

Nous nous sommes efforcé de dresser un tableau quantitatif des variations planctoniques, résultat des propriétés biologiques des populations et des variations du milieu. A cette fin, nous avons été amené à mettre au point certaines méthodes de saisie et de traitement des données, et à en déterminer la sécurité. Ce travail méthodologique, très pragmatique à l'origine, nous a contraint à aborder de façon approfondie la question de l'hétérogénéité des répartitions planctoniques : l'étude statistique de l'incertitude d'échantillonnage conduit inexorablement à l'étude fondamentale de la "microdistribution" des organismes.

Cette "microdistribution" (*) a été étudiée d'un point de vue phénoménologique et d'un point de vue statistique. Le point de vue phénoménologique est celui dans lequel on tente de cartographier les répartitions à petite échelle, et de leur trouver une signification. Le milieu étant mouvant, ces microrépartitions ne sont pas stables ; néanmoins, il est possible d'y découvrir des caractères statistiques stables. L'étude statistique est liée à des considérations sur la variabilité des répartitions au sein d'un liquide en état de perpétuel brassage turbulent. On essaiera d'assigner à la variabilité un seuil, au delà duquel on affirmera l'existence d'un "phénomène", et en deçà duquel le milieu sera considéré comme isotrope, c'est à dire dépourvu de gradient signifiant (tout au moins, de gradient stable).

Ainsi, nous passons d'une description à l'échelle "géographique" et à l'échelle "annuelle", à une description à plus petite échelle spatio-temporelle (répartitions à l'échelle d'une petite surface marine ; variations circadiennes etc.), puis à une description seulement statistique de la dispersion des organismes, à l'échelle où n'apparaît plus que l'effet du brassage turbulent.

★

La Première Partie de ce mémoire est une description rapide de l'environnement abiotique et biotique du zooplancton de la région étudiée.

La Deuxième Partie est un exposé critique de la méthodologie adoptée dans notre étude quantitative du peuplement zooplanctonique. Toutefois, la justification mathématique de certaines techniques de traitement des données est reportée à la Quatrième Partie.

La Troisième Partie est consacrée à la description des peuplements rencontrés, et de leurs variations dans l'espace et dans le temps. Nous nous référons à deux échelles principales d'observation : celle des variations géographiques et saisonnières d'une part ; celle des variations circadiennes, et de la microrépartition horizontale et verticale à l'intérieur d'une baie de 800 km^2, d'autre part.

La Quatrième Partie a trait essentiellement à l'étude statistique de la dispersion du zooplancton à très petite échelle. Cette étude aboutit à une nouvelle définition de la surdispersion, ainsi qu'à une méthode d'évaluation des quantités planctoniques sur une surface marine délimitée. Nous y adjoignons le compte-rendu de l'état actuel d'avancement d'une série d'analyses factorielles.

★

(*) Nous abandonnerons désormais ce terme, pour adopter ceux de "microrépartition" ou de "dispersion" suivant l'aspect envisagé : voir Quatrième Partie, § 1.

Je tiens à exprimer ma gratitude, en premier lieu envers le Professeur PERES, Membre de l'Institut, Directeur de la Station Marine d'Endoume et Président de l'U.E.R. des Sciences de la Mer de Marseille - Luminy, qui m'a guidé dans le choix du sujet de recherches et la façon de l'aborder, puis a suivi pas à pas mes travaux en me prodiguant conseils et critiques. Je le remercie d'avoir bien voulu présider ce jury.

Je remercie également, pour avoir pris connaissance de ce travail et pour être venus ici le juger Madame LAURENT, Professeur à la Faculté des Sciences de Pau, Directeur du Département de Mathématiques, antérieurement Professeur à la Faculté des Sciences de Tananarive et qui m'a alors fréquemment conseillé dans mon utilisation de la Statistique ; Monsieur BOURDILLON, Professeur à l'U.E.R. des Sciences de la Mer de Marseille - Luminy, Directeur du Laboratoire d'Hydrobiologie marine ; Monsieur BOUGIS, Professeur à l'Université de Paris VI et à l'Institut Océanographique, Directeur de la Station Zoologique de Villefranche sur Mer.

J'exprime ma reconnaissance envers la Direction Générale de l'O.R.S.T.O.M., envers le Professeur MILLOT, Directeur de l'Institut de Recherche Scientifique de Madagascar à l'époque de ma première affectation à Nosy Be, et envers les Directeurs successifs du Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy Be, Messieurs MÉNACHÉ, ANGOT et CROSNIER, pour les facilités qu'ils ont mises à ma disposition ; envers le Professeur MONOD, Membre de l'Institut, Directeur du Laboratoire des Pêches Outre Mer du Museum, et le Professeur BOUGIS, Directeur de la Station Zoologique de Villefranche, pour l'accueil qu'ils m'ont fait dans leurs laboratoires respectifs lors de mes séjours en France.

Ma gratitude s'adresse encore sans réserve au personnel marin et technique du Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy Be. Je citerai tout particulièrement le Commandant LE BARS, Commandant de l' "Ambariaka" puis du "Vauban" ; le Commandant FURIC, Commandant en Second puis Commandant du "Vauban" ; Monsieur DJAOSOLO, Second puis Commandant de l' "Ambariaka", ainsi que les équipages des deux navires ; Messieurs MICHON, Ingénieur des Eaux et Forêts, MOULA FIDALY, Technicien en Océanographie Biologique, ainsi que tous les collaborateurs techniques affectés aux laboratoires d'Océanographie Physique et de Planctologie du Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy Be. Toute la partie matérielle du travail exposé dans les pages qui suivent a été conditionnée par le travail, la compétence et le dévouement de ces collaborateurs, appliqués à des tâches souvent pénibles et fastidieuses exécutées parfois pour un salaire de misère.

J'ai enfin une dette de reconnaissance envers mes collègues Chercheurs, Océanographes biologistes, physiciens et géologues de l'équipe, actuellement dispersée, du Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy Be, et dont je citerai et utiliserai les travaux au long de cet exposé. J'ai en effet essayé de faire du présent mémoire un exposé de synthèse, en tentant de coordonner les nombreuses observations et conclusions d'analyses disponibles suivant un système explicatif.

Or cette synthèse n'a été possible que grâce aux travaux des chercheurs venus étudier, dans la même région, les divers aspects de l'océanographie locale.

La plus grande partie des recherches réalisées à Nosy Be depuis 1962 ont été conçues et menées dans un esprit de concertation, de plus en plus poussé à mesure que les années passaient, et que les résultats partiels se faisaient jour. Aujourd'hui, les résultats de ces travaux me permettent d'interpréter les phénomènes nombreux et enchevêtrés observés dans le comportement du zooplancton - ce qui démontrerait, s'il en était besoin, une fois de plus,le caractère de discipline d'équipe de l'Océanographie.

Je remercie, enfin, mon collègue F. IBANEZ pour l'aide apportée dans le traitement informatique des données, ainsi que Messieurs BERRIT et SOURNIA, qui ont lu et critiqué certaines parties de ce mémoire.

Première partie :

Description de l'environnement physicochimique et biologique.

La zone étudiée se situe (cartes des figures 1 et 2) :

- de la latitude des îles Mitsio (12°55' S) à celle de Nosy Iranja (13°35' S) ;
- de l'isobathe 5 m le long de la côte, à une distance d'une dizaine de milles au delà du talus continental.

L'étude du "proche large" est complétée par l'examen d'une station fixe située à environ 30 milles du talus (station 13 : 13°16' S ; 47°25' E ; fond 2800 m).

La côte nord-ouest de Madagascar se trouve entaillée par une série de baies de faible profondeur, recevant de nombreuses rivières de faible ou moyenne importance, et largement ouvertes sur un plateau continental pouvant atteindre une trentaine de milles de large. Ce dernier s'interrompt le long d'une ligne nord-est - sud-ouest, et tombe très vite sur des fonds de 1000 et 2000 m appartenant au Canal de Mozambique. Un alignement de hauts-fonds relie l'archipel des Comores au nord de Madagascar ; parmi ceux-ci le banc du Leven (appelé "banc du Castor" dans sa partie méridionale), le plus proche de Madagascar, est relié au plateau continental malgache à la latitude des îles Mitsio par une crête transversale, d'une profondeur maximale de 680 m.

La région choisie pour notre étude est l'objet, principalement depuis 1962, d'une étude intensive menée par l'équipe du Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy Be, étude recouvrant les divers aspects de l'environnement physico-chimique et du peuplement biologique. Une partie des observations réalisées au cours de ces dix dernières années est encore en cours de dépouillement. Néanmoins, les travaux publiés permettent d'ores et déjà une description d'ensemble relativement détaillée. Ainsi :

- La topographie bathymétrique et la sédimentologie ont été décrites par GUILCHER (1956), BATTISTINI (1959, 1965), DANIEL, DUPONT et JOUANNIC (1971, 1972, sous presse).

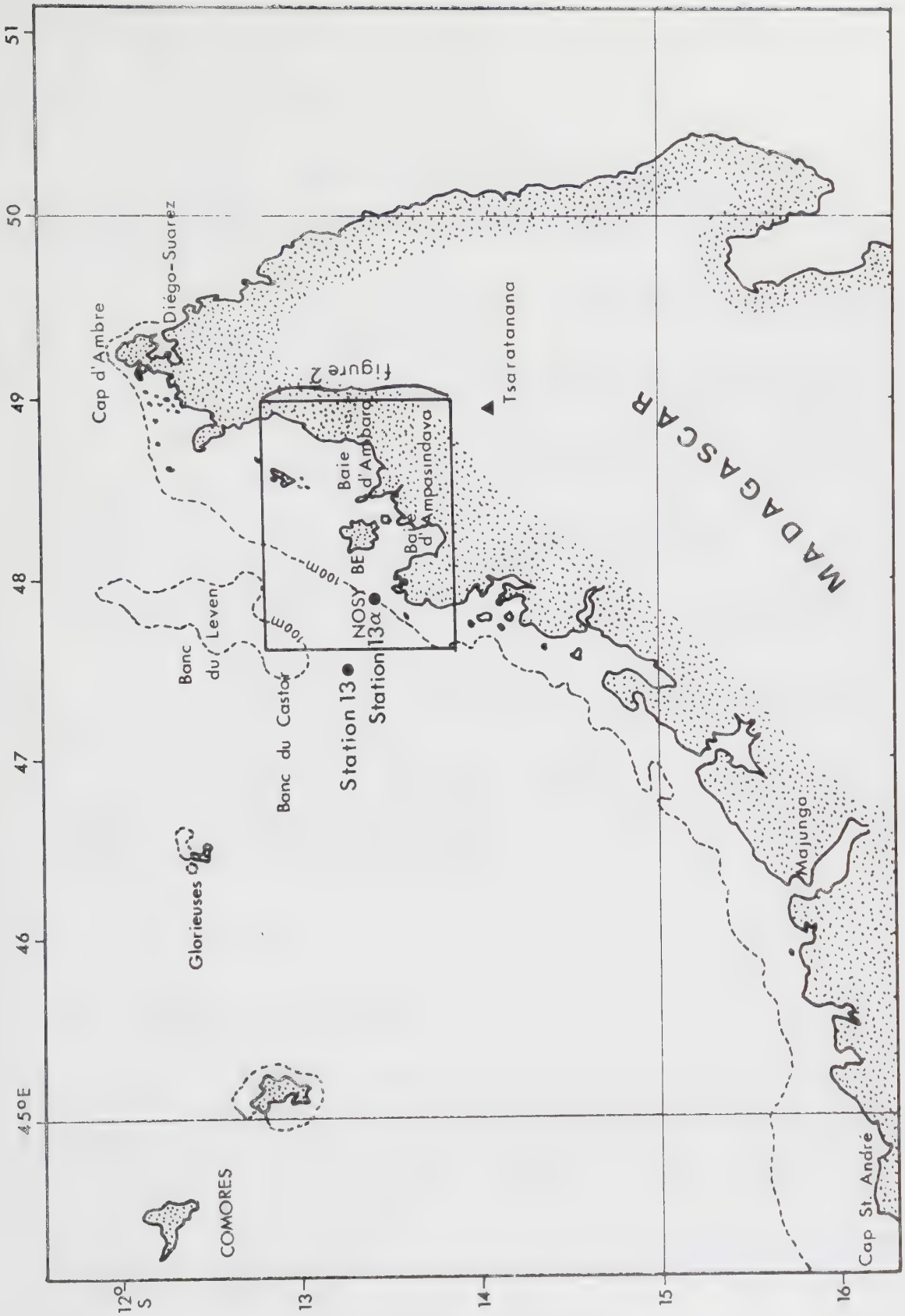


Figure 1 - Situation géographique de la zone étudiée (nord de Madagascar) et position des stations 13 et 13α.

- Le climat et le régime hydrologique par MENACHE (1957, 1958), ANGOT et GERARD (1963, 1965 a et b, 1966), GERARD (1964), ANGOT (1965 a, 1968), FRONTIER (1966 c, 1970a, SOURNIA (1968 a), DONGUY et PITON (1969), PITON et MAGNIER (1971), MAGNIER et PITON (1972, 1973), PITON, MAGNIER et CITEAU (1973).

- La répartition spatiale et le cycle annuel des sels nutritifs et des matières organiques dissoutes par SOURNIA (1965 b), PITON et MAGNIER (1972), MAGNIER et PITON (1972).

- Le phytoplancton et la productivité primaire planctonique par ANGOT (1964 a et b, 1965 b, 1968), ANGOT et GERARD (1966), SOURNIA (1965 a, 1967, 1968 a et b, 1970, 1972), SOURNIA et CITEAU (1972), PITON et MAGNIER (1972).

- La microphytobenthos et la productivité primaire benthique par PLANTE et PLANTE-CUNY (1971), PLANTE-CUNY (1973).

- Le zooplancton par FRONTIER (1963a,1966 c, 1970a,1973d-f),FURNESTIN et RADIGUET (1964), BINET et DESSIER (1968), FENAUX (1969), LE RESTE (1969, 1970 a, 1971, 1973a,b),BHAUD (1969 a et b, 1972 a et b), PETIT (1973b).

- Le zoobenthos par CROSNIER (1965), Mireille PICHON (1964), Michel PICHON (1966), PLANTE (1967), PLANTE et PLANTE-CUNY (1971), CHABANNE et PLANTE (1969), LE RESTE (1970 b, 1971, 1973 a).

Cette liste exclut les documents provosoires ronéotypés, ainsi que les articles purement systématiques.

Nous allons, dans cette première partie, résumer les travaux autres que zooplanctologiques, en nous attardant sur les différents points dans l'exacte mesure où nous aurons à les utiliser pour l'interprétation des phénomènes relatifs au zooplancton.

1 - TOPOGRAPHIE ET BATHYMETRIE.

La région étudiée (figure 1) comprend un vaste plateau continental, d'une quarantaine de milles de largeur maximale, et ses abords immédiats (talus et proche large). La plateau est parsemé d'îles - la plus grande étant Nosy Be. La zone littorale comprend trois larges baies : du nord au sud, la baie d'Ambaro, la baie de Tsimipaika et la baie d'Ampasindava.

Les baies sont d'une faible profondeur moyenne, ainsi qu'en témoignent les statistiques suivantes extraites de PITON et MAGNIER (1971), MAGNIER et PITON (1972) :

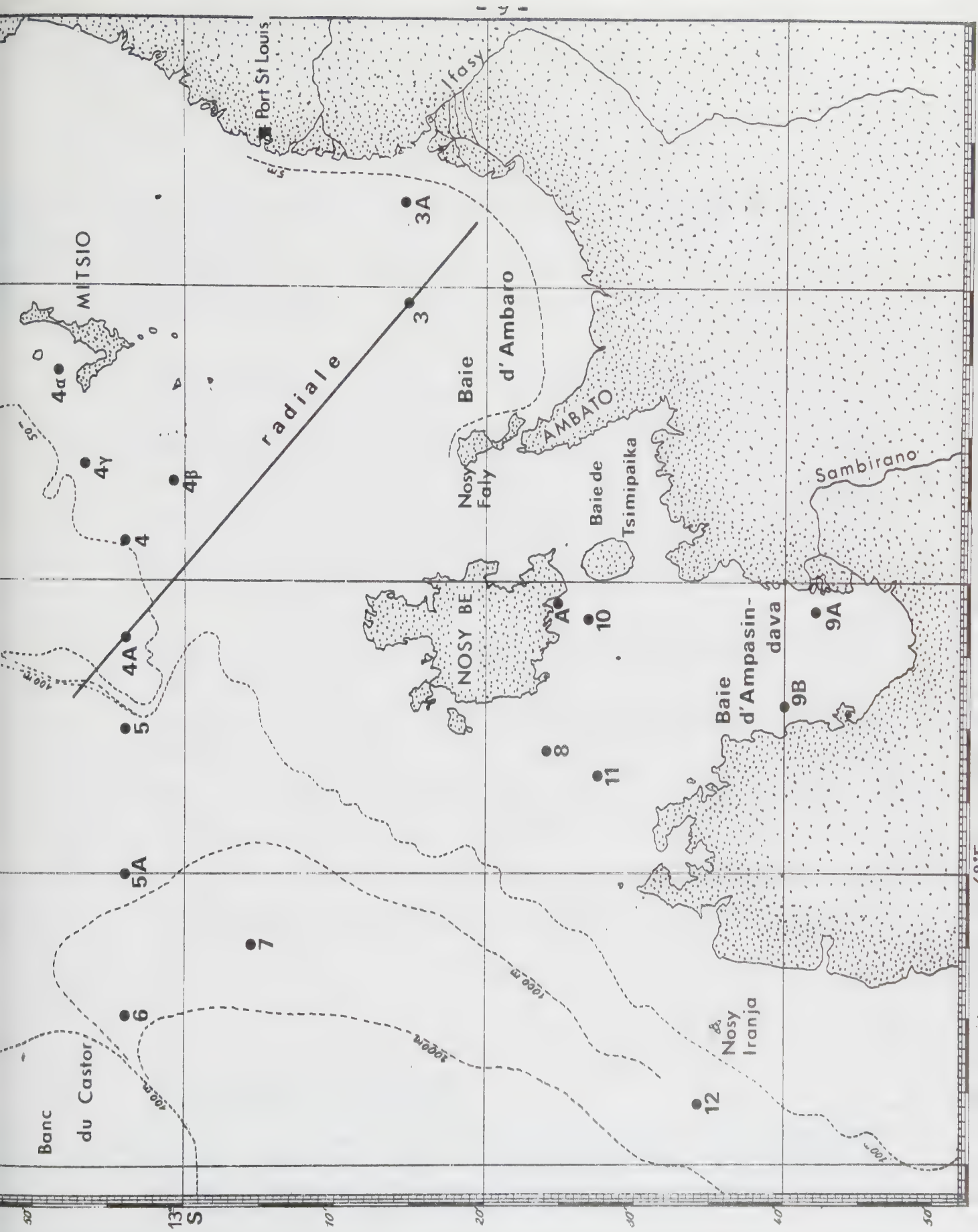


Figure 2 - Carte de la région étudiée. Position des principales stations.

		< 5 m	5 à 10 m	10 à 20 m	20 à 30 m	> 30 m
Baie d'Ambaro	% en surface	31	19	34,5	12,5	3
	% en volume d'eau	6	15	43	26	9
Baie d'Ampasindava	% en surface	16	8	18	37	21
	% en volume d'eau	3	3	12	44	38

La baie d'Ampasindava (428 km^2 ; 9,8 km^3 ; profondeur moyenne 23 m) est donc plus encaissée et en moyenne plus profonde que la baie d'Ambaro (837 km^2 ; 10,2 km^3 ; profondeur moyenne 12,2 m). De nombreuses rivières, d'importance assez faible, donnent aux baies d'Ambaro et de Tsimipaika le caractère d'estuaires diffus. Par contre, la plus grande partie des eaux se déversant dans la baie d'Ampasindava sont drainées par le fleuve Sambirano, et la baie se rapproche d'un estuaire de type "fjord" (bien qu'il n'existe pas de seuil). L'estran, exception faite de la presqu'île d'Ambato et de la rive ouest de la baie d'Ampasindava, est occupé par une très belle mangrove atteignant par endroits 5 km de largeur.

Au delà des baies se trouve un plateau continental de 30 à 40 m de profondeur en général, mais perturbé par la présence de deux sortes d'accidents :

- des bancs d'origine corallienne, dont les plus importants constituent une barrière immergée, très fragmentée, longeant le talus continental ;
- des vallées sous-marines, atteignant par endroits une profondeur de 60 m, orientées grossièrement nord-ouest - sud-est, entaillant la partie externe des baies et, à l'autre extrémité, se prolongeant par des canyons qui entament le talus continental.

Le talus, orienté nord-est - sud-ouest, tombe rapidement sur des fonds de 1000 puis 2000 m, sauf en face des îles Mitsio, où une crête d'une profondeur maximale de 680 m le relie au banc du Castor, situé à 25 milles à l'ouest.

2 - CLIMATOLOGIE, HYDROGRAPHIE.

Le climat se caractérise par l'alternance d'une saison fraîche et sèche (grosso-modo : mai à octobre) et d'une saison chaude et pluvieuse (décembre à mars), les mois de novembre et d'avril correspondant à des intersaisons. Cette alternance se conforme au rythme de la mousson.

Le nord de Madagascar est soumis à l'alizé de sud-est ; cependant, la côte nord-ouest de la Grande Ile se trouve relativement abritée de ce vent par la présence de chaines de montagne (Tsaratanana, Montagne d'Ambre) qui l'atténuent en le déviant. Un alizé affaibli souffle de l'est à la latitude des îles Mitsio, du nord-est à celle de Nosy Be ; il n'est, en fait, sensible qu'en saison sèche, et généralement la nuit et le matin seulement. En effet, une brise de mer nommée "talio" ou "taïo" apparaît très régulièrement vers midi, contrariant l'alizé ; elle tombe au début de la nuit, et est remplacée par une brise de terre qui renforce l'alizé ("varatrazy").

La saison humide est dominée, dans la partie nord de l'Océan Indien, par la mousson de nord-est. Celle-ci atteint le nord de Madagascar en fin de course, mais néanmoins avec une force suffisante pour contrarier l'alizé et le faire disparaître. Le climat se caractérise alors par une grande instabilité - passant du calme plat au cyclone.

Grains exceptés, la vitesse des vents constatés dans la région dépasse rarement 10 noeuds.

La température moyenne de l'air oscille entre 24ºC (moyenne pour juillet) et 27ºC (moyenne pour janvier).

Les précipitations suivent le même rythme saisonnier que le régime des vents. Il tombe en moyenne dans la région de Nosy Be et du Sambirano (une des plus humides de Madagascar) entre 2,2 et 2,3 mètres d'eau par an - dont 1/8 en saison sèche et 7/8 en saison pluvieuse. A la latitude des îles Mitsio il en tombe seulement entre un et deux mètres, et la saison sèche est plus prononcée.

SOURNIA (1968 a) représente l'évolution pendant un peu plus d'un an, semaine par semaine, des paramètres suivants : ensoleillement, nébulosité, précipitations, pression barométrique, hygrométrie, température de l'air. Ces diverses grandeurs sont fortement corrélées entre elles, et décrivent d'une façon très régulière l'alternance climatique.

Les rivières se déversant dans les baies se conforment au régime dit "du Tsaranana" (ALDEGHERI, 1967), dont le fleuve type est le Sambirano : débits maximaux entre janvier et mars, minimaux entre juillet et octobre - on constate donc, par rapport aux saisons climatiques, un décalage de l'ordre d'un mois. Les débits extrêmes relevés pour le Sambirano sont de 5 et 1800 m^3/sec. La figure 3 (extraite de PITON et MAGNIER, 1971) indique les relevés pluviométriques mensuels à Nosy Be et les débits moyens mensuels du Sambirano entre janvier 1968 et décembre 1969.

Pour les nombreuses autres rivières réparties le long de la côte, nous ne disposons malheureusement pas de données de régime. Il est possible cependant de se faire une idée du débit total par calcul à partir des précipitations moyennes d'une part, des superficies des bassins versants d'autre part. Le bassin versant des rivières aboutissant à la baie d'Ambaro

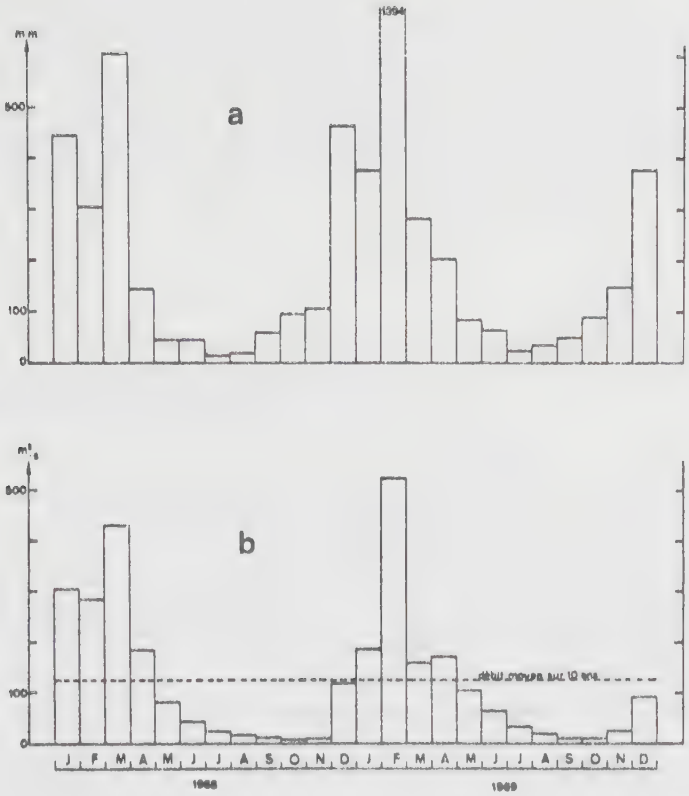


Figure 3 - a : relevés pluviométriques mensuels au Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy Be ;
b : débits mensuels moyens du Sambirano
(extrait de PITON et MAGNIER, 1971)

n'a que trois fois la superficie de la baie ; les rivières sont réparties sur les trois-quarts de la longueur de la côte, et drainent en un an un volume d'eau douce égal à 25% du volume de la baie. Le bassin versant de la baie d'Ampasindava représente près de 9 fois sa surface, et draine en un an un volume d'eau douce égal à 43% du volume de la baie ; les 4/5 de ce bassin versant sont drainés par le seul Sambirano. Ces différences confèrent aux deux baies des caractères physiques distincts qui ont des répercussions importantes, ainsi que nous le verrons, sur les cycles biochimiques et les caractéristiques des peuplements vivants.

3 - NATURE ET PEUPLEMENT DES FONDS.

Une opposition très nette apparaît entre la zone des baies d'une part et le reste du plateau continental d'autre part :

- Le fond des baies est constitué de vases, vases sableuses et sables vaseux, représentant des alluvions récentes ou quaternaires. La baie d'Ambaro a été étudiée à cet égard de façon particulièrement approfondie (DANIEL, 1972 ; DANIEL, DUPONT et JOUANNIC, 1971, 1972). La carte sédimentologique montre l'importance, dans la partie la plus interne, des apports terrigènes en provenance des rivières de la côte sud et est de la baie ; il s'agit essentiellement de vases très riches en matières organiques, parfois chargées de calcaire organogène, et souvent réduites. Lorsqu'on s'éloigne des arrivées d'eau douce le sédiment devient progressivement sableux, rejoignant le faciès de la partie externe du plateau.

En baie d'Ampasindava, les apports terrigènes sont pratiquement limités à un étroit talus de vase en face de l'embouchure du Sambirano.

- La partie externe du plateau continental se caractérise par la fréquence et l'extension des récifs coralliens, séparés par des fonds en majorité sableux (à fraction calcaire importante). Quelques récifs isolés émergent du sédiment vaseux dans la partie la plus externe des baies, tandis que, sur la partie la plus externe du plateau, le récif prend l'aspect d'une barrière immergée, allongée parallèlement au talus continental, et interrompue par des vallées à fond sableux riches en débris organogènes calcaires.

Le peuplement benthique n'a encore fait l'objet que de quelques notes (voir liste ci-dessus), concernant essentiellement la zone des baies. Une étude approfondie de l'ensemble du plateau continental est en cours (PLANTE, PLANTE-CUNY).

Le peuplement benthique des baies comprend une couverture très dense, et très riche en espèces, d'algues unicellulaires (en particulier de Diatomées), et un macrobenthos pauvre en espèces et en biomasse - d'autant plus pauvre, en règle générale, que l'apport terrigène est important. Le

méiobenthos est inconnu.

Les vases terrigènes situées en face des principales arrivées d'eau douce, qualifiées par PLANTE et PLANTE-CUNY (1971) de "désertiques" en ce qui concerne l'endofaune, ne comptent qu'un nombre limité d'espèces : essentiellement Diatomées, Polychaetes, Mollusques. On y trouve des peuplements fugaces de formes benthiques juvéniles rapidement détruits, sans doute en raison de l'instabilité des conditions ambiantes. A mesure que l'on passe au sédiment sablo-vaseux, le peuplement se diversifie et la biomasse augmente (lentement) ; la faune s'enrichit en particulier en Echinodermes et en Décapodes Brachyoures ; par ailleurs, on note l'apparition d'une faune vagile (Poissons benthiques de petite taille, Crevettes Penaeides *) qui, contrairement à l'endofaune, représente une biomasse assez considérable. Ces derniers peuplements dépendent essentiellement, pour leur subsistance, des matières organiques en voie de décomposition et des algues unicellulaires du film superficiel du sédiment, ainsi probablement que du plancton, très riche dans ce secteur à certaines époques de l'année.

Les populations vagiles semblent se reproduire à un rythme rapide. La reproduction a lieu toute l'année, avec des maxima plus ou moins distincts (voir les travaux de LE RESTE sur les Penaeides), un maximum prononcé étant observé en octobre-novembre pour l'ensemble de la faune benthique.

Le biotope des sables occupe la plus grande partie du précontinent, ainsi que la partie centrale des baies. Il est beaucoup plus riche que le précédent, en biomasse et en nombre d'espèces. On y reconnaît un grand nombre de biocoenoses, parmi lesquelles celle des herbiers de Phanérogames constitue un élément important, tant par la superficie que recouvrent ces formations que par la richesse de la faune qu'elles abritent. Quelques herbiers se rencontrent dans les baies, en des points éloignés d'un apport terrigène direct.

Les récifs coralliens, enfin, constituent un biotope d'une exceptionnelle richesse tant qualitative que quantitative. Ils se rencontrent surtout, comme nous l'avons déjà signalé, sur la moitié externe du plateau. Quelques récifs de superficie et de vitalité réduites émergent du sédiment dans la partie externe des baies, suscitant un enrichissement faunistique et floristique local.

4 - MOUVEMENTS DE LA MER.

4-1 - Houle et vagues. Sauf cas de cyclone, Nosy Be se trouve

(*) Objets d'une exploitation industrielle.

protégée de la houle océanique. Par contre, dans la partie nord de la zone étudiée, une houle du nord-ouest, due à la mousson, et une houle du nord-est, due à l'alizé, peuvent se faire sentir respectivement en saison chaude et en saison fraîche. Cependant, les agitations les plus fréquentes sont liées aux vents locaux (essentiellement à la brise de mer) et sont de courte durée ; elles atteignent parfois la force 4 et brassent alors, dans les baies, la couche d'eau jusqu'au sédiment.

4-2 - Marées. La marée est semi-diurne, avec légère inégalité diurne, sur toute la côte nord-ouest de Madagascar. Le marnage varie entre 0,8 et 4 m.

Les courants de marée sont faibles : 0,15 à 0,20 m/sec, sauf dans les passes, entre les îles, où ils peuvent atteindre 2 noeuds. Il semble que la direction générale des courants de marée soit SSW-NNE ; mais la courantologie détaillée de la région, sans doute d'une grande complexité, n'a jamais été établie.

4-3 - Courants généraux. Outre les courants de vent et de marée, et s'y superposant, il a été décrit :

- sur le plateau continental, une circulation générale de type alternativement "estuaire" et "anti-estuaire", sensible surtout dans les baies. Elle est liée au régime hydrologique de ces dernières, et nous l'examinerons au § 7.

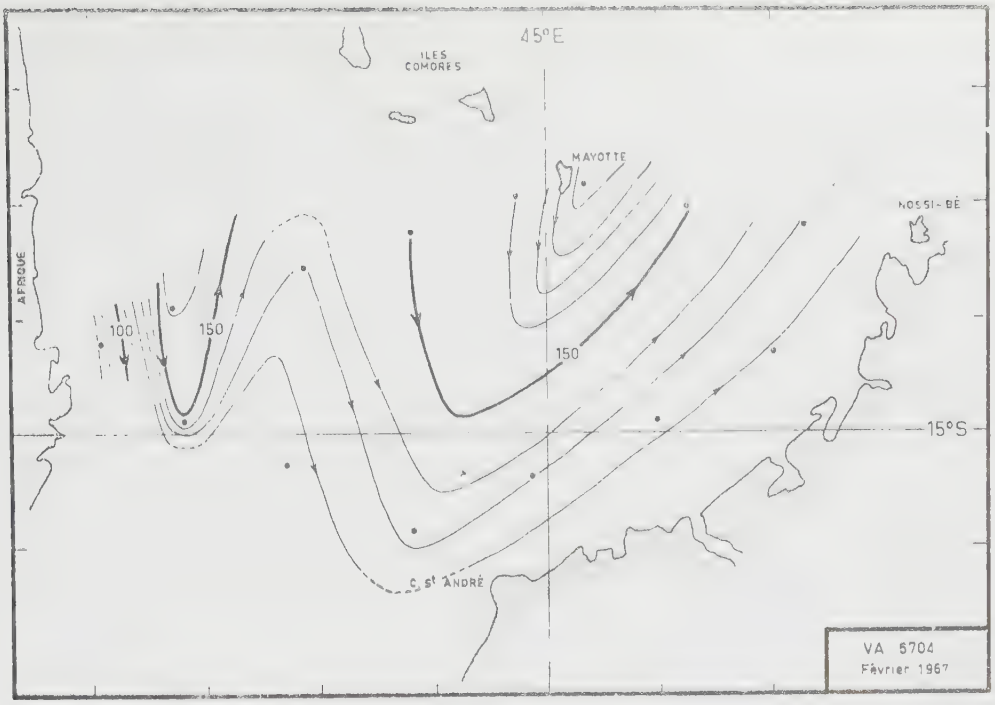
- au large, une circulation générale des eaux de surface du nord du Canal de Mozambique. DONGUY et PITON (1969) en ont dressé un tableau général, au terme duquel la direction du courant du large se trouve être parallèle à la direction générale du talus continental en saison chaude, perpendiculaire en saison fraiche (figures 4 a et b). Nous verrons que ce schéma trouve une confirmation dans les variations de la composition du plancton au dessus du plateau continental.

5 - CONDITIONS ET REGIMES HYDROLOGIQUES AU LARGE.

Les conditions hydrologiques au large de Nosy Be, et particulièrement à la station 13 (à 30 milles du talus continental, fond 2800 m - carte figure 1) ont été décrites par DONGUY et PITON (1969), qui indiquent les répartitions verticales saisonnières des paramètres suivants : température, salinité, oxygène dissous et phosphates minéraux.

La stratification des masses d'eau est mise en évidence par les diagrammes T-S et T-O_2 établis à la station 13 et concernant l'ensemble de l'année (figures 5 a et b). Les auteurs distinguent, de la surface à l'immersion 1500 m :

a



b

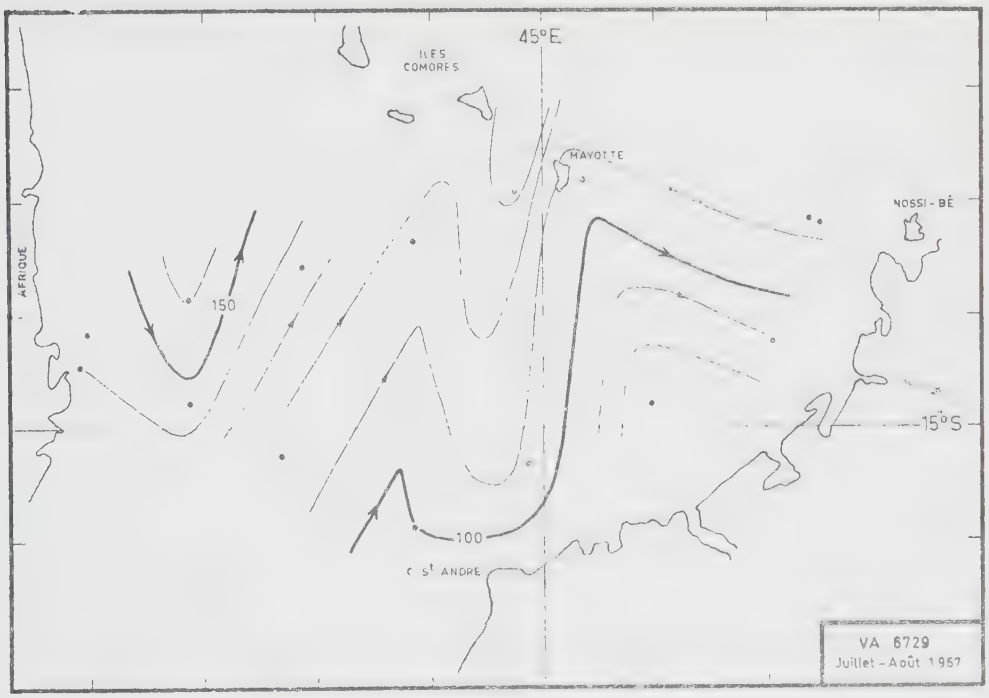
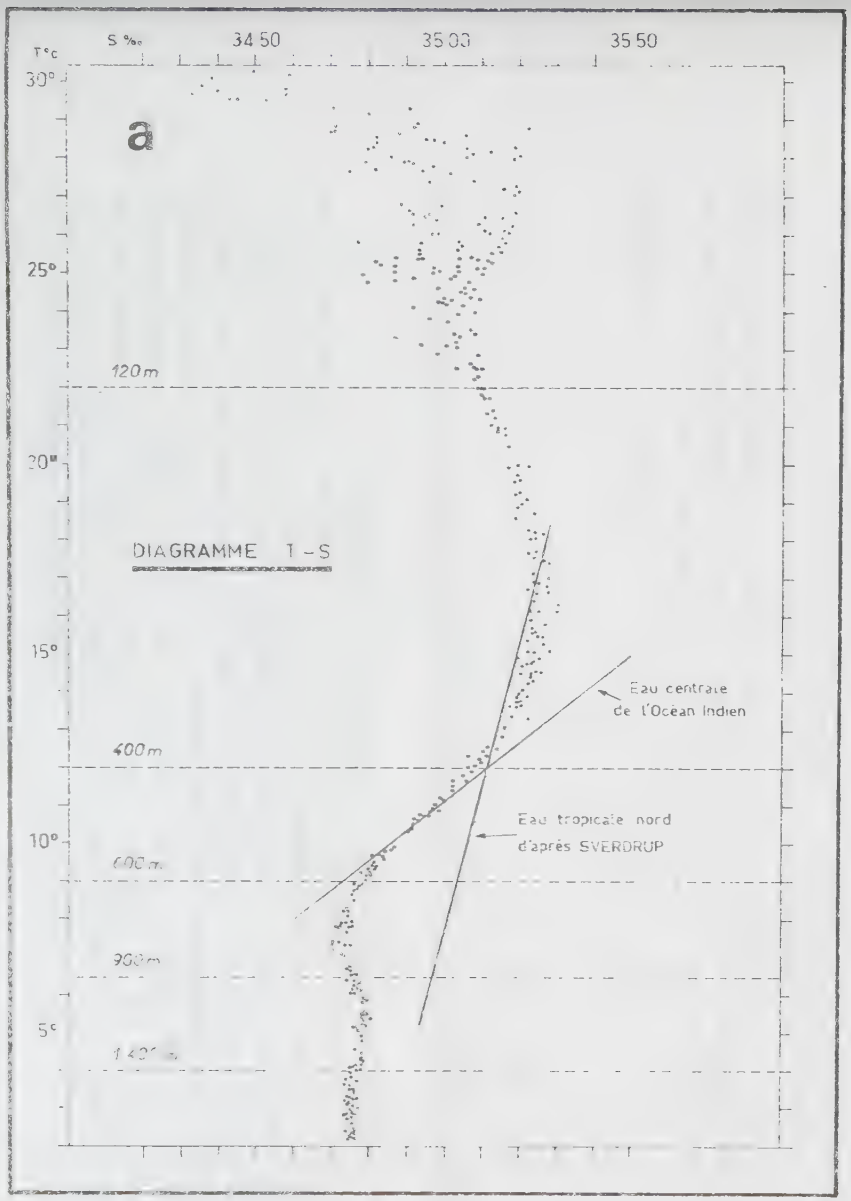


Figure 4 - Profondeur de l'isotherme 22ºC (en m), et directions générales des courants de surface dans la partie nord du Canal de Mozambique.
a : saison chaude ; b : saison fraiche.
(extrait de DONGUY et PITON, 1969)



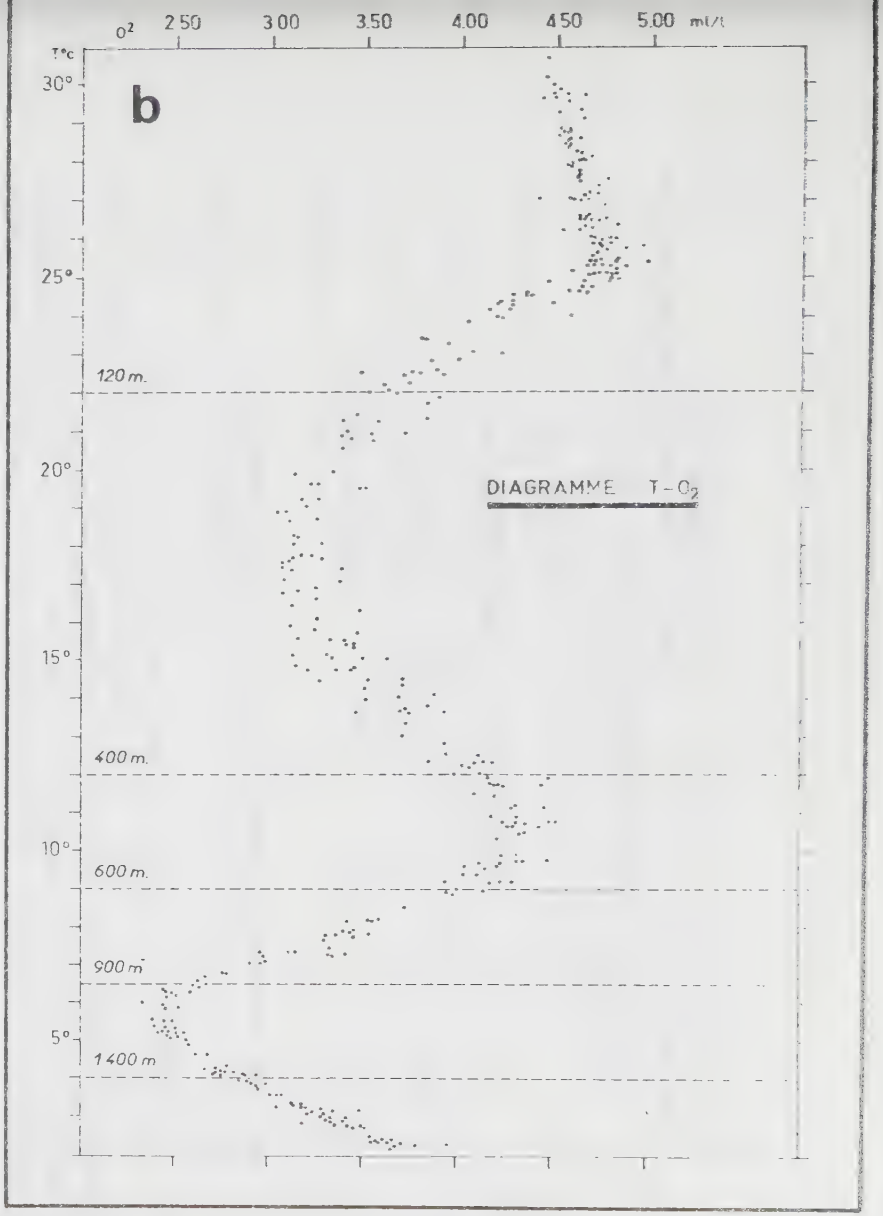


Figure 5 - Diagrammes T-S (a) et T-O_2 (b) à la station 13.
(extrait de DONGUY et PITON, 1969)

- l'eau superficielle (T > 22ºC ; S < 35,2°/oo ; O_2 > 3,6 ml/l), sur une épaisseur variant entre 90 m (juin) et 140 m (novembre) ;
- l'eau du maximum subtropical de salinité (T = 12 à 22ºC ; S = 35,10 à 35,25°/oo ; O_2 = 3,2 à 3,6 ml/l), de 120 à 400 m ;
- l'eau centrale (T = 9 à 12ºC ; S = 34,8 à 35,1°/oo ; O_2 = 4,0 à 4,3 ml/l), de 400 à 600 m ;
- l'eau antarctique intermédiaire (T = 6,5 à 9ºC ; S = 34,73 à 34,80°/oo ; O_2 = 3,0 à 4,0 ml/l), de 600 à 900 m ;
- l'eau de la Mer Rouge (T = 4 à 6,5ºC ; S = 34,75 à 34,79°/oo ; O_2 = 2,4 à 3,0 ml/l), de 900 à 1400 m ;
- l'eau profonde (T < 4ºC ; S = 34,73 à 34,76°/oo ; O_2 > 3,0 ml/l), au dessous de 1400 m.

Ce schéma semble s'appliquer assez précisément à toute la partie nord du Canal de Mozambique.

Des variations saisonnières ne se constatent que dans la masse d'eau superficielle (figures 6 a et b).

De juillet à janvier on observe une très grande homogénéité verticale jusqu'à 80 m. La salinité, si l'on exclut l'effet immédiat des rares précipitations, est supérieure à 35°/oo et atteint un maximum de 35,20°/oo en novembre ; cependant, la salinité moyenne pour l'ensemble de la couche est maximale en septembre-octobre (35,14°/oo). Température de surface et température moyenne sont minimales en août-septembre (24,5ºC).

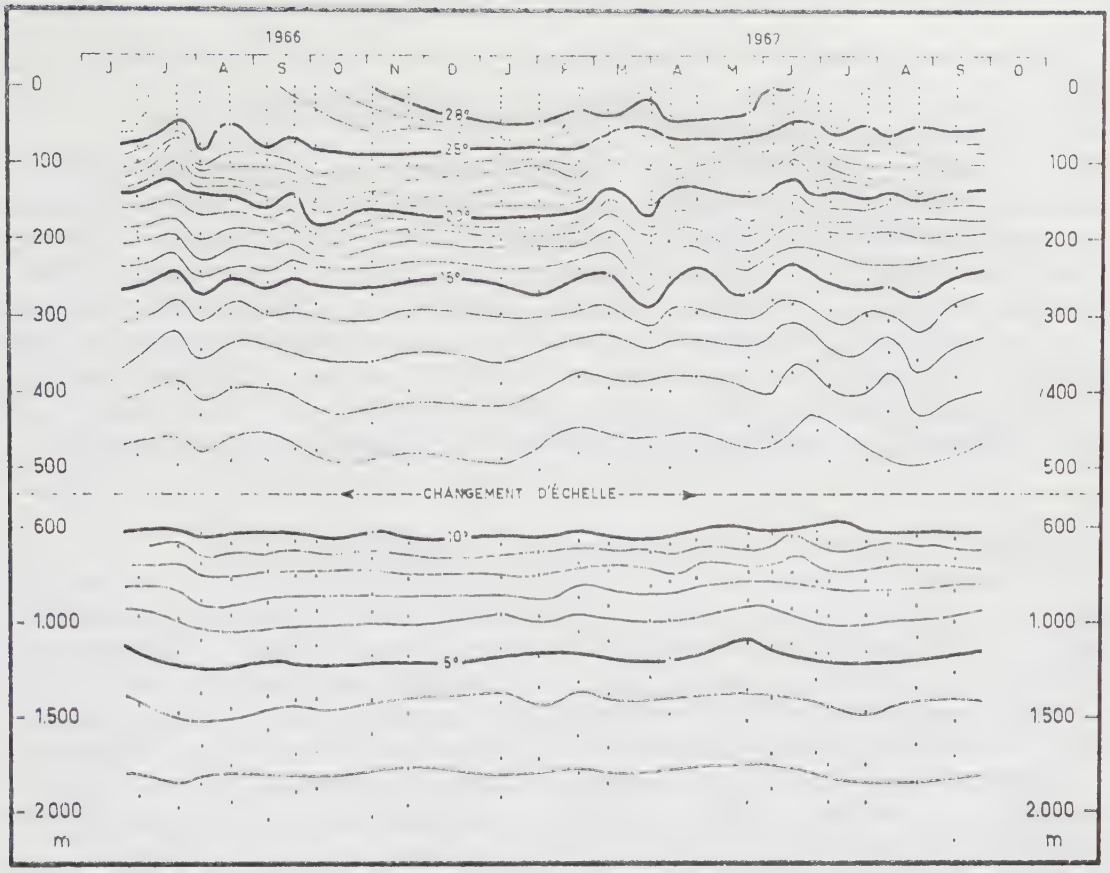
Le reste de l'année, apparaît un gradient vertical de salinité dû à l'arrivée d'eau douce depuis la côte. La salinité de surface, fluctuante, atteint généralement ses valeurs minimales en février-mars (jusqu'à 34,3°/oo). La température maximale, de l'ordre de 28ºC, est atteinte aux mêmes mois.

Cette alternance reflète celle des saisons climatiques avec un décalage d'un à deux mois.

6 - CONDITIONS ET REGIMES HYDROLOGIQUES GENERAUX SUR LE PLATEAU CONTINENTAL.

6-1 - Température et salinité. Le régime hydrologique en zone néritique suit le régime climatique avec un décalage dans le temps dont l'importance varie en fonction de l'éloignement à la côte. Une vision synthétique du cycle annuel de l'hydrologie peut être obtenue au moyen de diagrammes T-S en quelques stations diversement éloignées de la côte et de la marge continentale, et à différentes immersions. Les diagrammes des figures 7 a à h, obtenus entre 1963 et 1965, se rapportent aux stations AMB 18 (fond de la baie d'Ambaro), 3 (ouverture de la baie d'Ambaro), 4 et 11 (partie externe du plateau continental), 5 (talus), 10 (près de Nosy Be). Ils comprennent tous quatre régions distinctes :

a



b

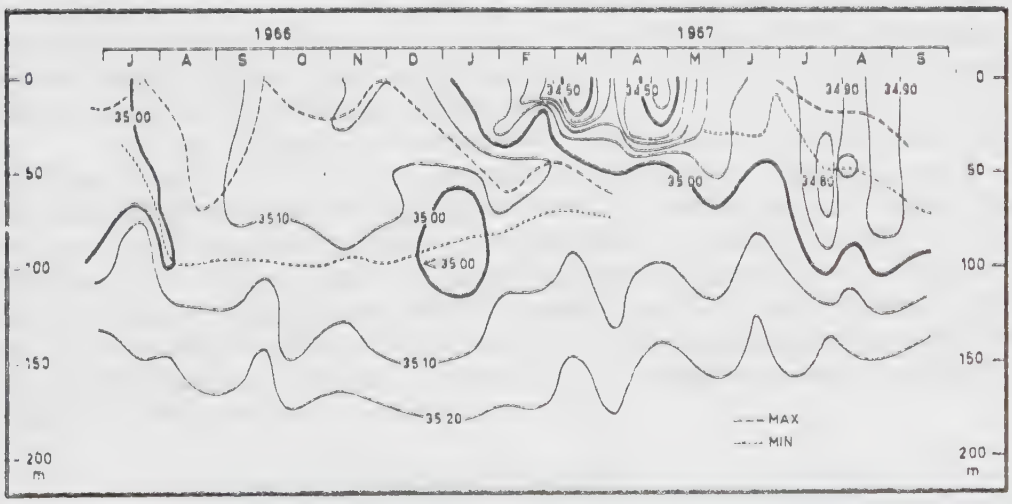


Figure 6 - Répartitions verticales et saisonnières à la station 13
a : de la température dans toute la couche d'eau ;
b : de la salinité dans les 200 m superficiels.
(extrait de DONGUY et PITON, 1969)

- De la mi-décembre à début mai (été austral), on observe une période de grande variabilité thermique et haline. Les températures sont comprises, au voisinage de la surface, entre 28 et 31ºC - les plus hautes valeurs n'étant atteintes que près des côtes. Les salinités de surface varient assez anarchiquement en fonction des précipitations, et les dessalures sont d'autant plus prononcées que la station considérée est plus côtière : salinité minimale d'environ 28°/oo à la sortie des baies, 32,5°/oo à la station 10, 33,0°/oo sur la partie externe du plateau, 33,8°/oo au dessus du talus, 34°/oo au large. Les couches les plus profondes sont moins sujettes aux dessalures et aux échauffements ; il s'ensuit une notable stratification de la couche d'eau, d'autant plus accentuée que l'on est près de côte.

- De mai à juillet, le diagramme rejoint par une courbe régulière la région de basses températures et de fortes salinités qui caractérise la saison suivante. La stratification disparaît sur l'ensemble du plateau continental ; l'évolution thermique et haline ne diffère entre la surface et le fond que pour les stations les plus proches de côte, ce qui signifie que la couche d'eau néritique s'homogénéise aussi horizontalement. Ce processus, qui n'existe que grâce au tarissement des arrivées d'eau douce à la fin de la saison des pluies, se propage à partir d'avril ou mai du talus vers la côte : le diagramme T-S de la figure 8 montre la situation à l'immersion 10 m, aux stations 3, 4, 5, 8 et 10, mois par mois entre avril et août 1963 (ainsi qu'en mars à titre indicatif). L'évolution quasi-rectiligne de mai à août traduit le remplacement progressif d'une eau à caractères très néritiques par une eau proche de l'eau océanique de surface. On remarque un retard permanent (d'un mois au milieu de la période considérée) entre les stations 3 et 10 d'une part (à influence côtière prépondérante), 4, 5 et 8 d'autre part (proches du talus) - ces trois dernières montrant entre elles des décalages de moindre importance et de sens variable, traduisant sans doute des fluctuations aléatoires.

Au cours de cette première partie de la saison sèche, les débits fluviaux diminuent, jusqu'à s'annuler complétement, pendant que le plateau continental semble perdre progressivement l'eau douce qu'il avait accumulée pendant la saison des pluies. Le mécanisme du renouvellement de l'eau néritique à cette époque de l'année n'est pas connu avec précision. Rappelons qu'en saison fraîche le courant du large tend à devenir perpendiculaire au talus continental ; il se produit alors un déplacement actif d'eau océanique au dessus du plateau, attesté par un enrichissement du plancton néritique en espèces du large.

- En août et septembre (maximum de l'hiver austral), on observe une grande homogénéité hydrologique, tant horizontale que verticale. La température est généralement comprise entre 24,5 et 25,5ºC (légèrement plus forte en surface près de la côte qu'au large), et la salinité entre 35,1°/oo et 35,2°/oo.

- D'octobre à décembre, la température remonte jusqu'aux environs de 28 ou 29ºC, sans diminution de salinité

Figure 7 - Diagrammes T-S annuels en différentes stations et à diverses immersions :

a : station AMB 18 (carte figure 22), d'octobre 1968 à décembre 1969, en surface (trait plein) et au fond (pointillé) ;

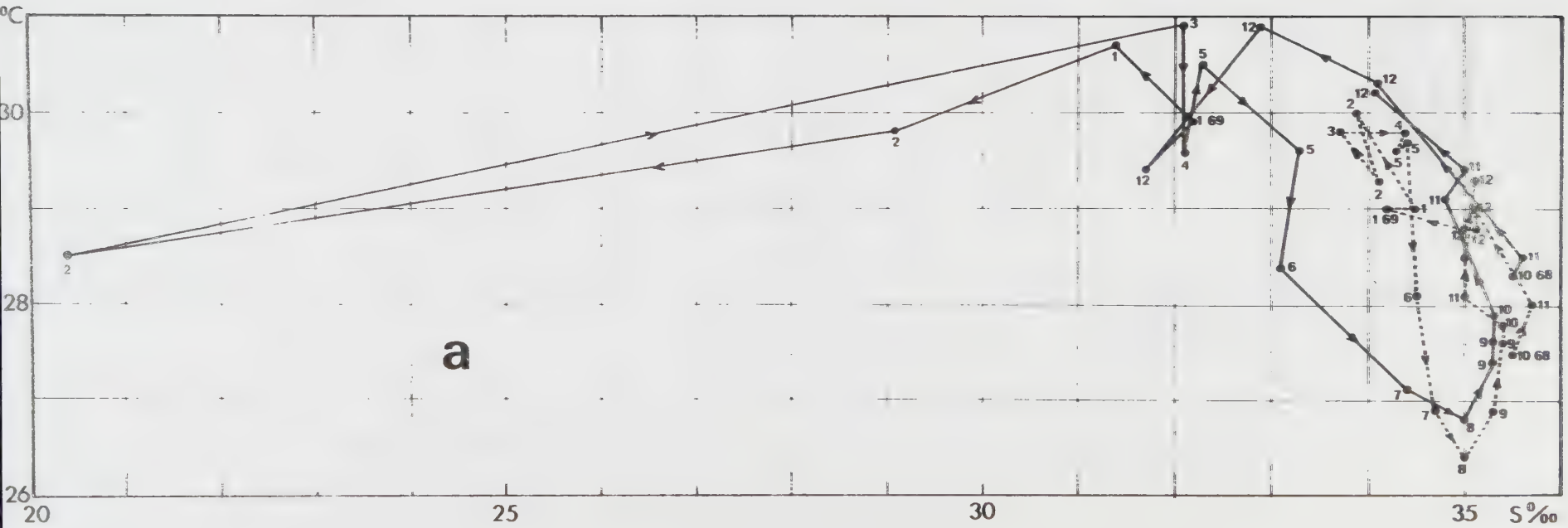
b : station 3 (carte figure 2 pour cette station et les suivantes), d'avril 1963 à mars 1964, à 2m (trait plein) et 10m (trait interrompu ; extrait de FRONTIER, 1970a;

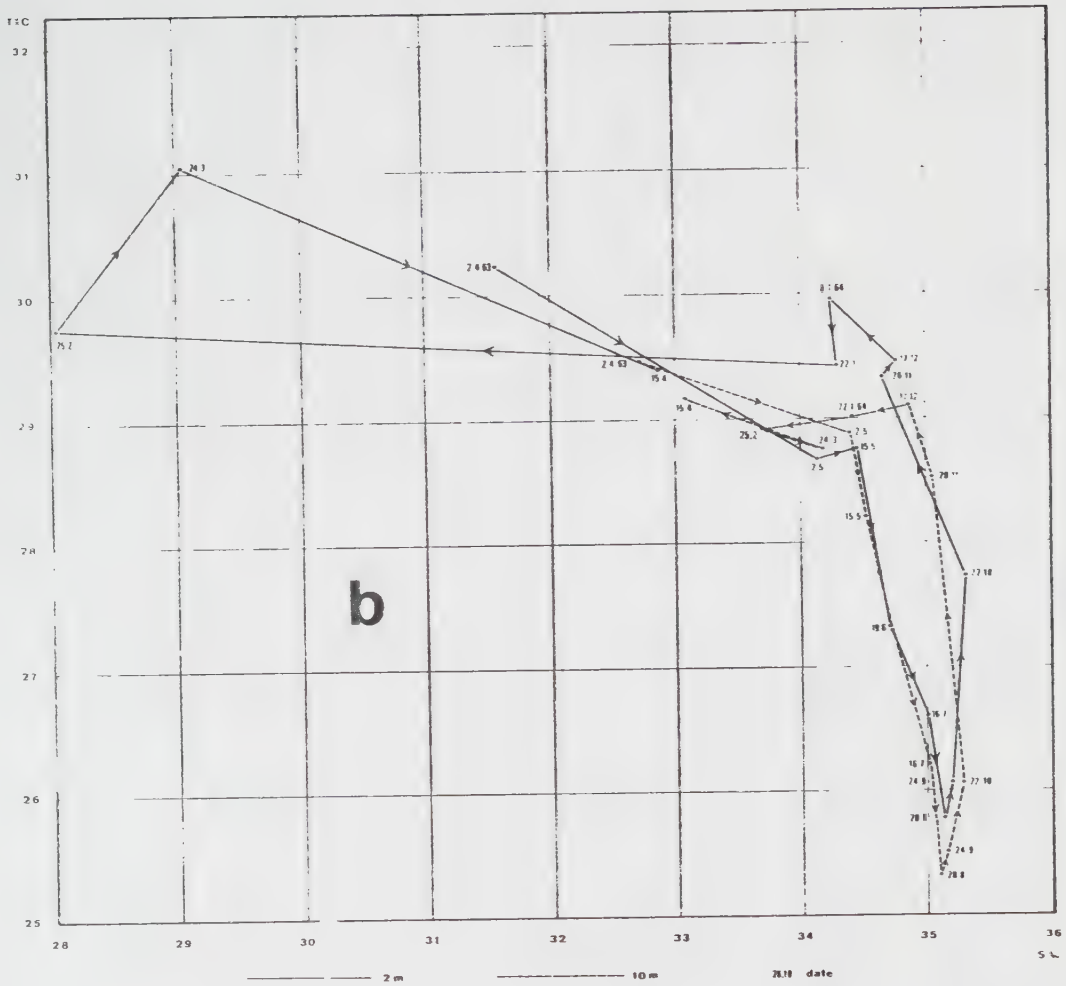
c : station 10, d'avril 1963 à mars 1964, mêmes immersions ; extrait de FRONTIER, 1966c;

d : station 4, d'avril 1963 à mars 1964, mêmes immersions ; extrait de FRONTIER, 1970a;

e : station 5, d'avril 1963 à mars 1964, mêmes immersions ; extrait de FRONTIER, 1966c;

f : station 3 à 30 m ; g : station 4 à 40 m ; h : station 5 à 40 m ; mars 1963 à mars 1964.





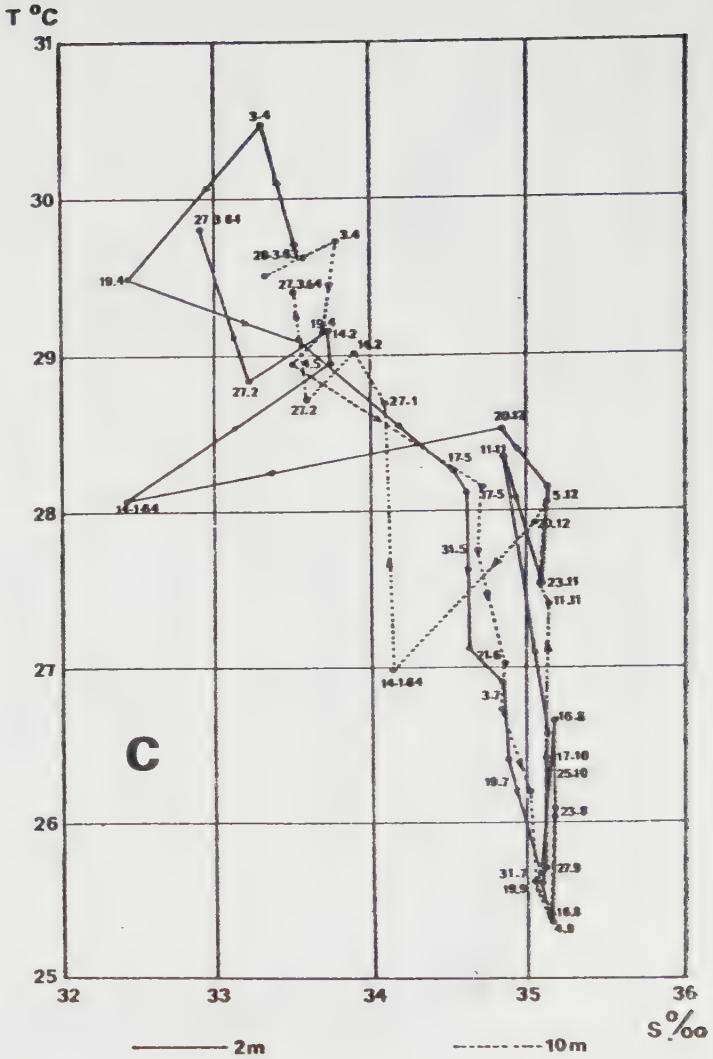
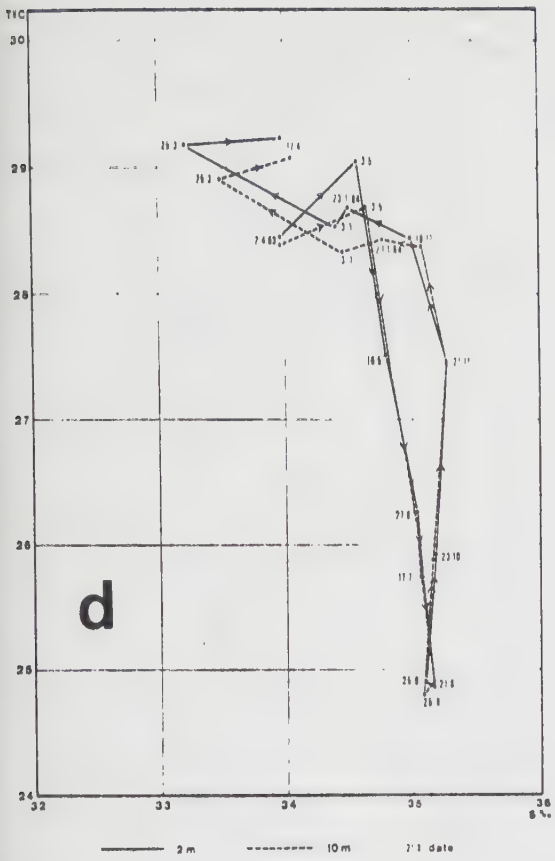


Figure 7 (suite)



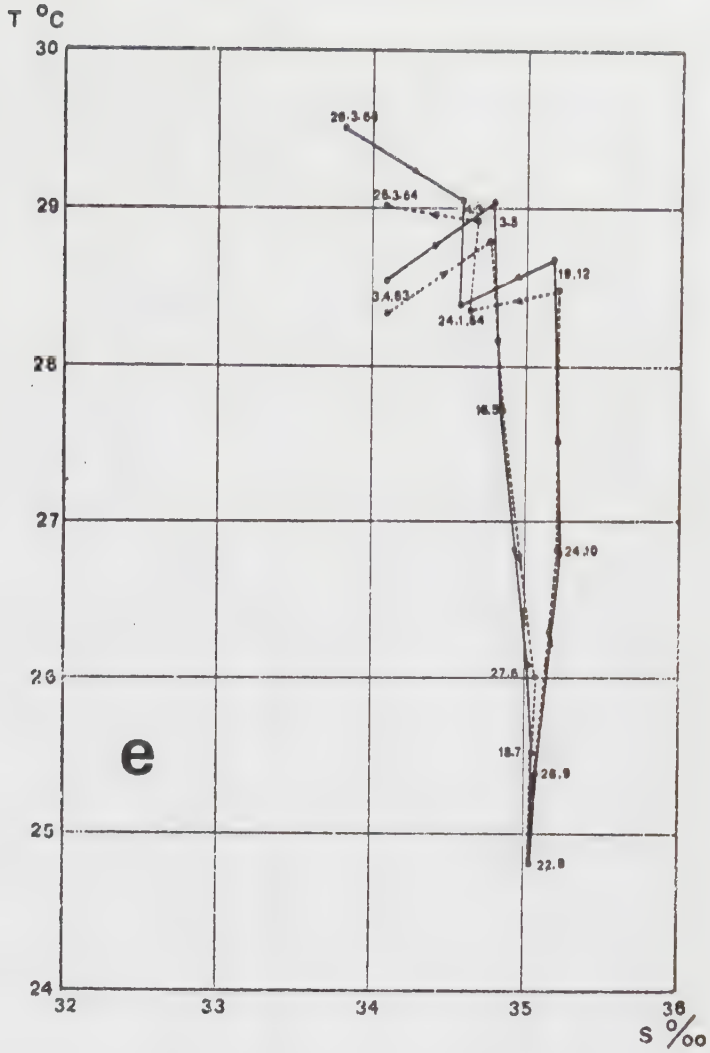


Figure 7 (suite)

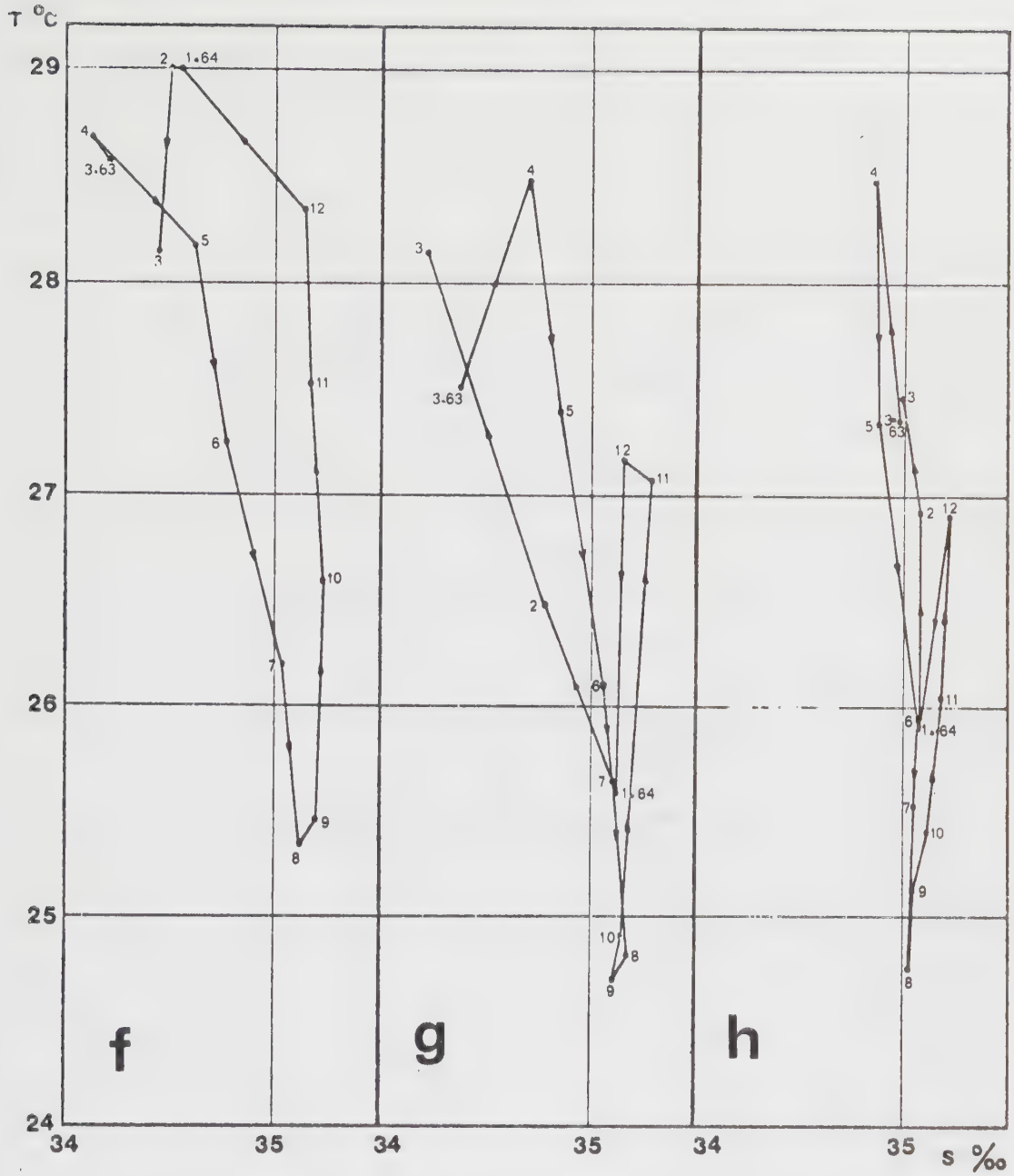


Figure 7 (suite)

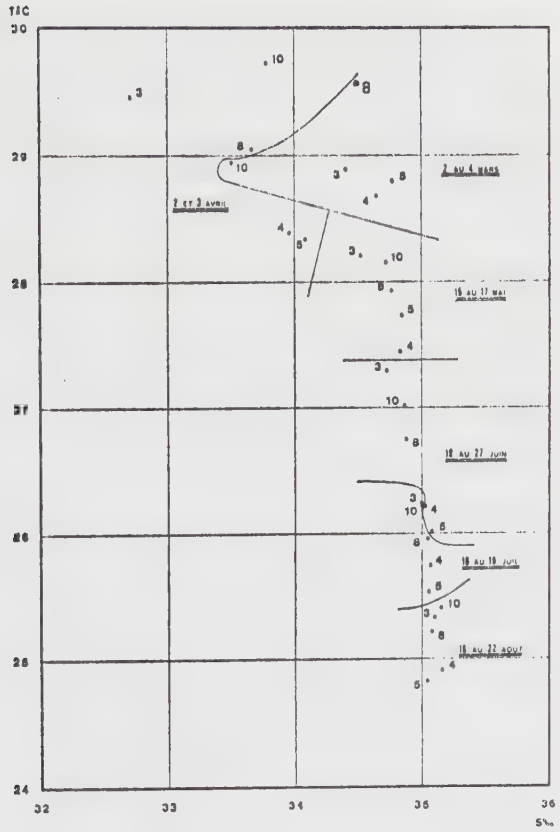


Figure 8 - Branches descendantes (avril - août) des diagrammes T-S aux stations 3, 4, 8, 9, 10, à 10 m d'immersion.
(extrait de FRONTIER, 1970a)

(la salinité passe même par un petit maximum en septembre près de la côte, octobre au centre des baies, novembre sur le reste du plateau et au large). Les fortes pluies et les dessalures qui en résultent ne deviennent régulières qu'au cours de décembre, alors que la température a déjà presque atteint son maximum.

Outre ces variations saisonnières on constate des variations annuelles (c'est à dire d'une année sur l'autre : pour la terminologie, voir SOURNIA et FRONTIER, 1967). La figure 9 reproduit les branches descendantes (mai - août) et les branches ascendantes (septembre - décembre) des diagrammes T-S aux stations 3, 4 et 11 pendant trois ans, à 10 m d'immersion.

Les branches descendantes pour 1963 et 1964 coincident presque, alors que celle de 1965 se trouve décalée de 0,2 à 0,5 °/oo vers les faibles salinités. Le retard de la station 3 sur la station 4 ou 11 est moins accentué la troisième année que les deux premières. Enfin, le refroidissement hivernal est moins important la troisième année : aux stations néritiques-externes la température d'août atteint celle constatée au large les deux premières années, alors qu'elle lui reste supérieure d'un demi degré en 1965. A la station 3 la température s'abaisse en août à 25,33ºC en 1963 et 1964, et à 25,65ºC en 1965.

Pour les branches ascendantes il y a, au contraire, coincidence entre la deuxième et la troisiéme années, décalées d'environ 0,2 °/oo vers les faibles salinités par rapport à la première.

Une rupture de l'évolution hydrologique est donc apparue entre août et septembre 1964. Il paraît aujourd'hui fâcheux qu'à cette date la station néritique-externe de référence ait été déplacée de la 4 vers la 11, c'est à dire d'un demi degré de latitude vers le sud. Cependant, le fait qu'en 1963 l'évolution hydrologique soit presque superposable aux stations 8 (voisine de la 11) et 4 , et d'autre part que la même rupture apparaît à la station 3, occupée pendant les trois ans, suggère que le phénomène n'est pas en rapport avec le changement de latitude de la station néritique externe. Il semble s'agir d'une modification ayant affecté l'ensemble du plateau continental pendant la saison fraîche 1965, au cours de laquelle la couche d'eau aurait conservé des caractères plus néritiques que lors des deux saisons fraiches précédentes. Nous verrons plus loin le retentissement de ce phénomène sur l'évolution des peuplements planctoniques ; cette dernière suggère une diminution, par rapport aux autres années, de l'importance du renouvellement de l'eau néritique pendant la saison fraiche. Nous n'avons pu découvrir aucun facteur hydro-climatique qui puisse rendre compte de ces variations.

Signalons enfin des indices d'un phénomène de remontée d'eau le long du talus continental et sur le bord externe du plateau. Il a été signalé des refroidissement de l'eau proche du fond sur la partie externe du plateau (BINET et DESSIER, 1968 : janvier. Voir également les diagrammes T-S de la figure 7 f, mettant en évidence un refroidissement en janvier, à 40 m, aux stations 4 et 5) ; des augmentations de teneur en nitrate (MAGNIER et PITON, 1972 : mai et janvier) ; des apparitions dans le zooplancton

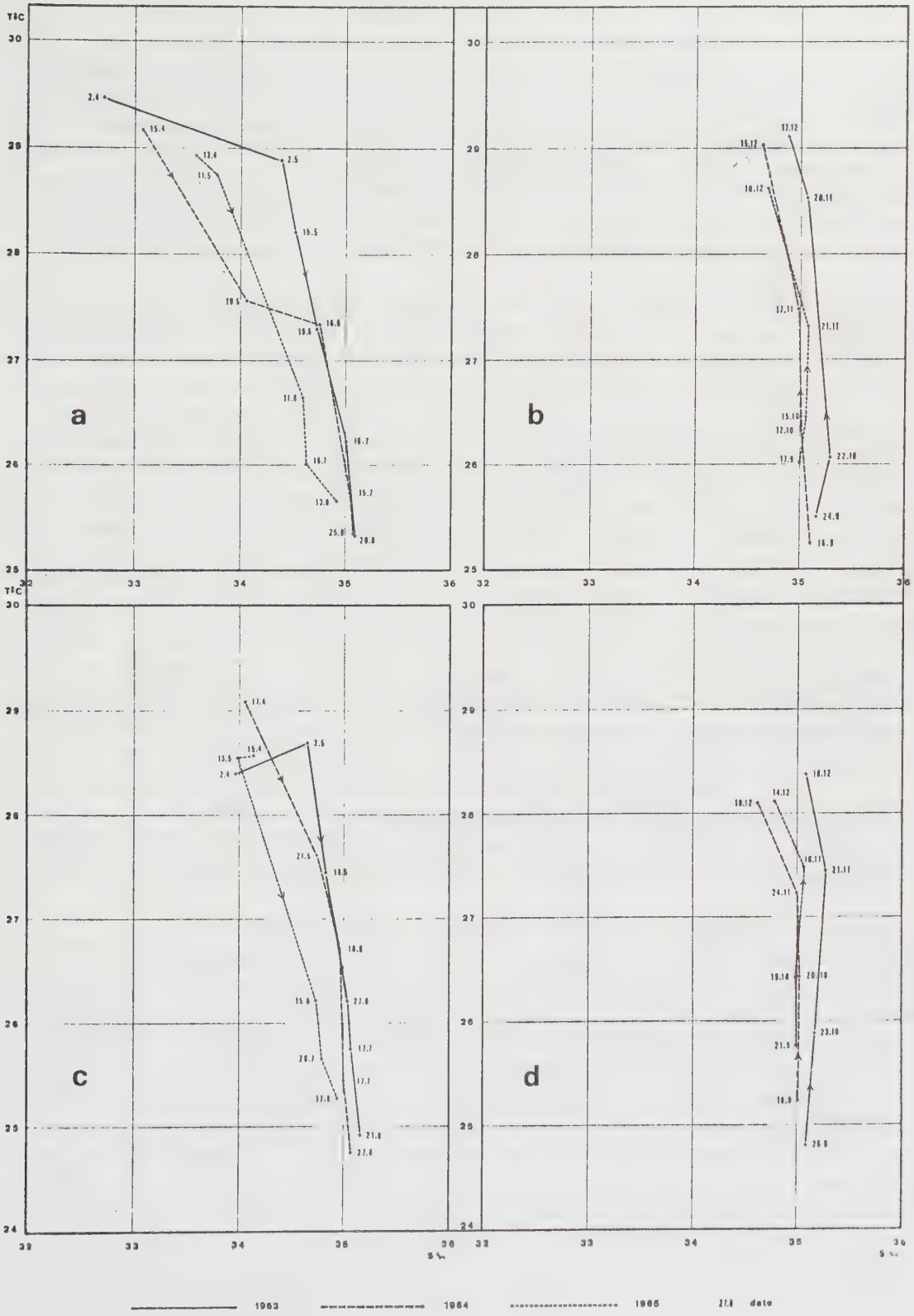


Figure 9 - Branches descendantes (a, c) et montantes (b, d) des diagrammes T-S aux stations 3 (a, b), 4 et 11 (c, d), à 10 m d'immersion, en 1963, 1964, 1965.
(extrait de FRONTIER, 1970 a)

d'espèces profondes au voisinage du talus (FRONTIER, 1966 a : mars, mai, juin ; BINET et DESSIER, 1968 : janvier ; PETIT, 1973b: février et mars). Ces remontées semblent donc se produire sporadiquement, entre janvier et mai, et être de courte durée. Il pourrait s'agir d'ondes internes, canalisées sur la partie externe du plateau continental par les vallées sous-marines. Quoiqu'il en soit, elles semblent de peu d'importance pour la dynamique générale des eaux et l'évolution des peuplements vivants.

6-2 - Oxygène. GERARD (1964) puis ANGOT (1965 a) décrivent le cycle annuel des teneurs en oxygène dissous de l'eau de surface, près de la côte et aux stations 3 à 10. Ces auteurs expriment leurs résultats en termes de teneurs brutes, et non de pourcentages de saturation, de sorte que les variations constatées ne font, dans une large mesure, que refléter les variations de température. SOURNIA (1968) par contre décrit, pour une station littorale, les variations du pourcentage de saturation. Celui-ci ne montre pas de tendance moyenne saisonnière, se situant tout au long de l'année, en surface, au voisinage de 100% - comme on pouvait s'y attendre ; la sursaturation est toutefois assez fréquente. Au contraire la variabilité du paramètre montre des variations saisonnières : alors que le pourcentage de saturation en oxygène reste compris entre 99 et 101% pendant la saison sèche, il montre de nombreuses irrégularités en saison humide, et en particulier des anomalies négatives qui semblent coincider avec les chutes de pluie. MAGNIER et PITON (1972) signalent de leur côté une légère sous-saturation en saison sèche dans la baie d'Ampasindava. Ces variations sont probablement à relier aux fluctuations de la productivité primaire - quoiqu' aucune interprétation précise n'ait encore été proposée.

Enfin, un phénomène particulier se produit dans les baies : en saison humide on observe, au voisinage du fond, de fortes diminutions de teneur en oxygène.Nous y reviendrons en détail dans le paragraphe 8.

6-3 - Turbidité. La turbidité de l'eau de mer dans la région de Nosy Be n'a pas été étudiée systématiquement. Sur le plateau continental, elle est due en grande partie au drainage du continent par l'eau de ruissellement à la saison des pluies. Des quantités considérables de sédiment à forte prédominance latéritique sont entraînées dans les baies à cette époque ; il en résulte une opacité des eaux, généralement limitée à la moitié interne des baies, et à une frange côtière autour des îles.

S'y ajoute la turbidité liée aux développements phytoplanctoniques, qui se développe elle aussi principalement dans les baies, et à la saison humide. La turbidité des eaux de la partie externe du plateau est généralement modérée, et en fait très variable. Les eaux du large (sauf circonstance exceptionnelle : en l'occurence dérive d'eau néritique superficielle, pouvant atteindre vers le fin de la saison des pluies les stations du proche large) sont constamment transparentes et de couleur bleue ; la transition entre l'eau néritique verte, et l'eau océanique bleue, se produit parfois sur quelques dizaines de mètres seulement.

Notons enfin que, conséquence d'un régime de courants que nous étudierons plus loin, et qui s'établit en saison des pluies ("circulation estuaire"), la couche d'eau la plus profonde dans les baies constitue un

piège à seston, et que la turbidité y est presque en permanence considérable - au point d'empêcher la photosynthèse. Cette dernière caractéristique explique, comme nous le verrons, une particularité du cycle annuel de la productivité primaire dans les baies.

7 - REGIME HYDROLOGIQUE DANS LES BAIES.

Le régime hydrologique observé dans les baies s'inscrit dans le régime général du plateau continental, avec cependant des particularités importantes liées à la proximité des arrivées d'eau douce. La baie d'Ambaro et la baie d'Ampasindava diffèrent à cet égard, et nous allons les examiner séparément.

7-1 - Baie d'Ambaro.

71-1 - Gradients de salinité. En raison de la faible amplitude des variations thermiques (5ºC pour l'année), opposée à l'ampleur des variations de salinité à l'intérieur des baies, c'est ce dernier paramètre qui détermine essentiellement les variations de densité, et la dynamique qui en résulte. Nous pouvons donc en première approximation assimiler les gradients de densité aux gradients de salinité. Un schéma assez précis des régimes hydrologiques rencontrés au cours de l'année a été dressé par PITON et MAGNIER (1971). Ce travail contribuant de façon considérable à l'interprétation des variations, relativement complexes, constatées dans le peuplement planctonique, nous en donnerons un résumé approfondi, en nous en tenant parfois aux termes mêmes des auteurs.

On retrouve, accentuée, l'évolution saisonnière décrite pour l'ensemble du plateau continental.

En saison sèche, les apports d'eau douce sont presque inexistants. La couche d'eau est homogène verticalement et horizontalement, à celà près qu'en raison de l'évaporation intense, la salinité a tendance à augmenter en surface, ce qui crée un état de léger déséquilibre. Le phénomène est surtout net près des côtes, où, la concentration en sel se répartissant sur une plus faible épaisseur d'eau, la salinité peut atteindre des valeurs de l'ordre de 35,8°/oo (jamais réalisées au large). Il paraît d'ailleurs probable (bien que celà n'ait jamais été démontré par le calcul) que la mangrove, par l'importance de la surface d'évaporation qu'elle représente, soit un facteur important de sursalure le long de la côte.

En saison humide, la structure est plus complexe : on observe à la fois un gradient horizontal de salinité (salinité à un niveau donné, et salinité moyenne) de la côte vers le large, et en chaque point un gradient vertical de salinité, d'autant plus accentué que l'on se trouve près de côte.

Ces répartitions sont illustrées par les figures 10, 11 et 12, qui représentent respectivement les profils verticaux de salinité en deux

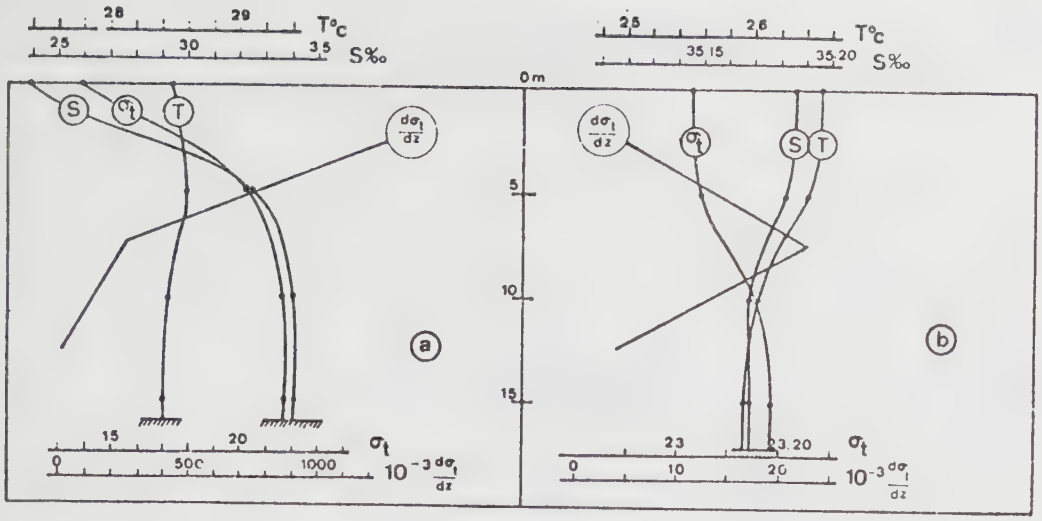


Figure 10 - Profils verticaux de la température, de la salinité, de la densité et de la stabilité ($d\sigma_t/dz$) à deux stations types :
a : de saison humide (station AMB 31, 22/3/69) ;
b : de saison sèche (station AMB 10, 18/9/68).
(extrait de PITON et MAGNIER, 1971)

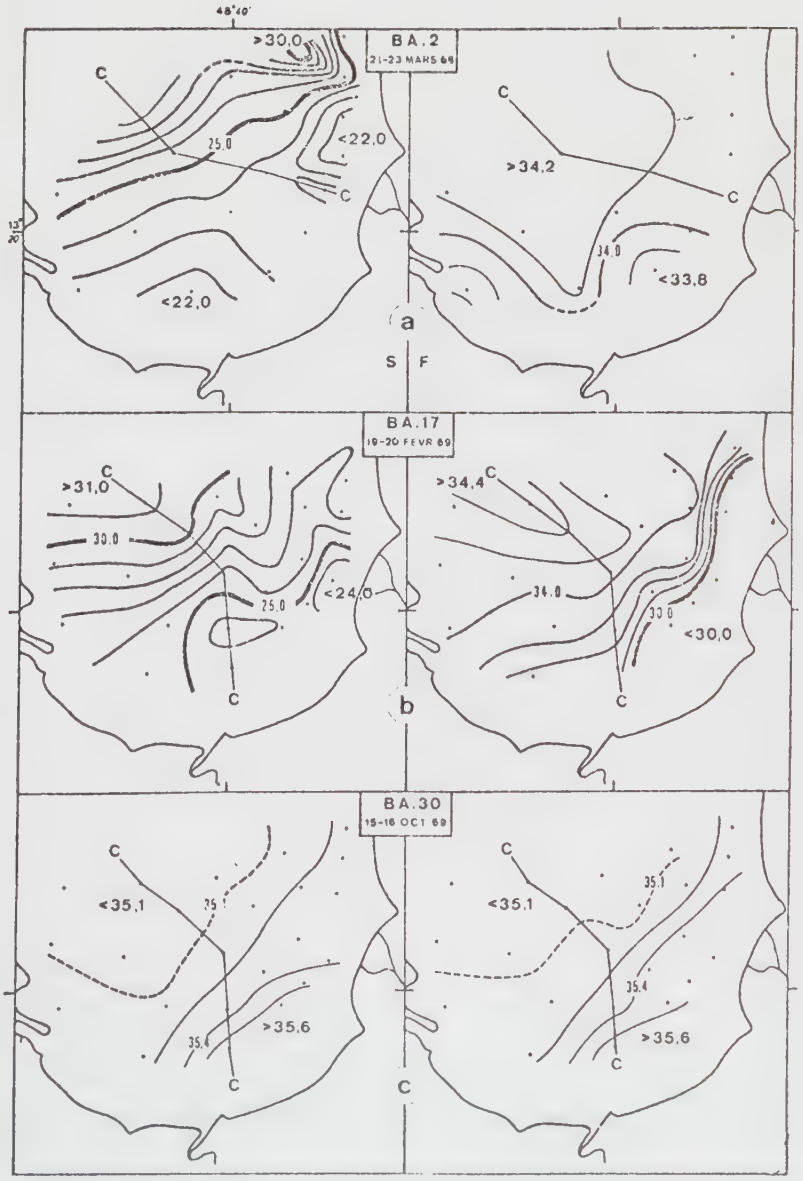


Figure 11 - Répartition horizontale de la salinité en surface (à gauche) et au fond (à droite) en saison des pluies (a, b) et en saison séche (c), en baie d'Ambaro. C-C : lignes de stations correspondant aux coupes verticales de la figure 12.
(extrait de PITON et MAGNIER, 1971)

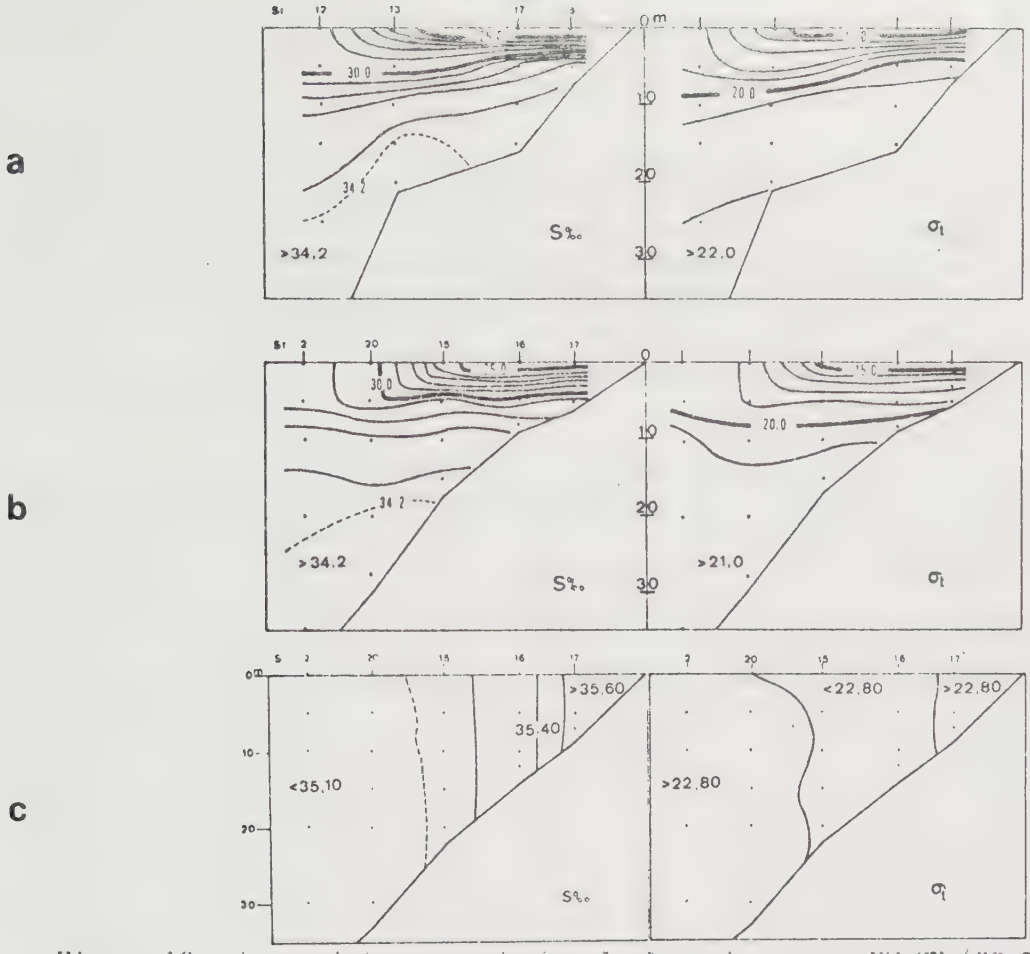


Figure 12 - Repartitions verticales le long de coupes NW-SE ("C-C" figure 11) de la salinité et de la densité. a : 21-22 mars 1968 ; b : 19-20 février 1969 ; c : 15-16 octobre 1969.
(extrait de PITON et MAGNIER, 1971)

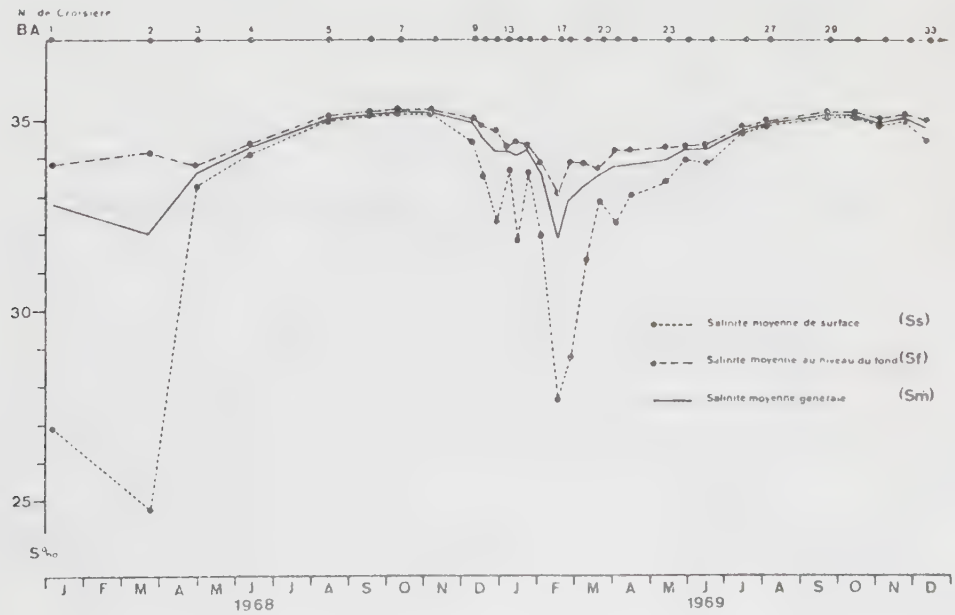


Figure 13 - Evolution de la salinité moyenne en surface (Ss), au fond (Sf) et de la moyenne générale (Sm) en baie d'Ambaro.
(extrait de PITON et MAGNIER, 1971)

stations-types de saison humide et de saison sèche, les répartitions horizontales des salinités de surface et de fond aux deux saisons, et des coupes SE-NW aux mêmes dates. La figure 13, représentant les variations de la salinité moyenne, pour l'ensemble de la baie, en surface et au fond, met en évidence un cycle annuel d'intensité du gradient vertical.

Les arrivées d'eau douce se produisant sur un grand nombre de kilomètres de côte, la baie se comporte pendant la saison des pluies comme un estuaire diffus.

Il convient toutefois de noter l'influence du vent, irrégulier en saison humide, sur la structure décrite. En l'absence de vent, la couche d'eau douce en provenance de la côte s'étend presque laminairement en surface. Le mélange par diffusion simple est très lent. Il a été observé des gradients horizontaux de 10°/oo en 2 m, et verticaux de 10°/oo en 1 m, dans ces conditions. Dès que le vent atteint 1 m/sec, cette situation disparaît pour être remplacée par une situation de mélange turbulent, dont l'effet sur la masse d'eau est beaucoup plus rapide. Le gradient vertical caractéristique de la saison humide n'a donc qu'une valeur statistique : très régulier par calme plat, il peut disparaître complètement en quelques heures sous l'influence d'un coup de vent, ainsi que le démontre une observation des auteurs obtenue en restant en un point fixe (par 12 m de fond) pendant 50 heures (figure 14). La même observation permet de constater une influence de la marée sur la salinité en un point pendant une période de stratification : En surface et à 5 m, la salinité est maximale à l'étale de pleine mer, minimale à l'étale de basse mer ; la salinité de fond semble ne pas être affectée. Ces variations ne traduisent sans doute que des déplacements relatifs du point d'observation par rapport à la couche d'eau, qui se déplace dans son ensemble lors des mouvements de marée.

71-2 - Implications dynamiques du régime hydrologique : circulations "estuaire" et "anti-estuaire". Les auteurs dressent un bilan des transports d'eau et de sel le long de l'année. Au terme de ce bilan il apparaît que le courant d'eau douce qui traverse la baie d'est en ouest, et qui représente pour une année complète (tout au moins l'année 1968-69 étudiée) le tiers du volume de la baie elle-même, induit une circulation générale.

La baie d'Ambaro se conforme, pendant la saison des pluies, au schéma général des estuaires côtiers de plaine tels que définis par BOWDEN (1967) et par PRITCHARD (1967). L'eau douce arrivant en surface dilue la couche supérieure de l'eau de mer sur une épaisseur constante (une dizaine de mètres ici), limitée vers le bas par la halocline visible sur les coupes. Cette eau s'écoule vers le large en entraînant la couche sous-jacente. Le déficit est compensé par un contre-courant plus profond, qui a pour effet d'entraîner à l'intérieur de la baie de l'eau de la partie externe du plateau (cf. figure 15, d'après BOWDEN, 1967). Les calculs de transport montrent que pour 1 m^3 d'eau douce se déversant en surface dans la baie, il peut traverser, au plus fort de la saison des pluies, jusqu'à 17 m^3 d'eau en surface, dans le sens SE-NW, au niveau d'une ligne Nosy Faly - Port-Saint-Louis ; en conséquence, 16 m^3 d'eau extérieure doivent pénétrer dans le même temps,

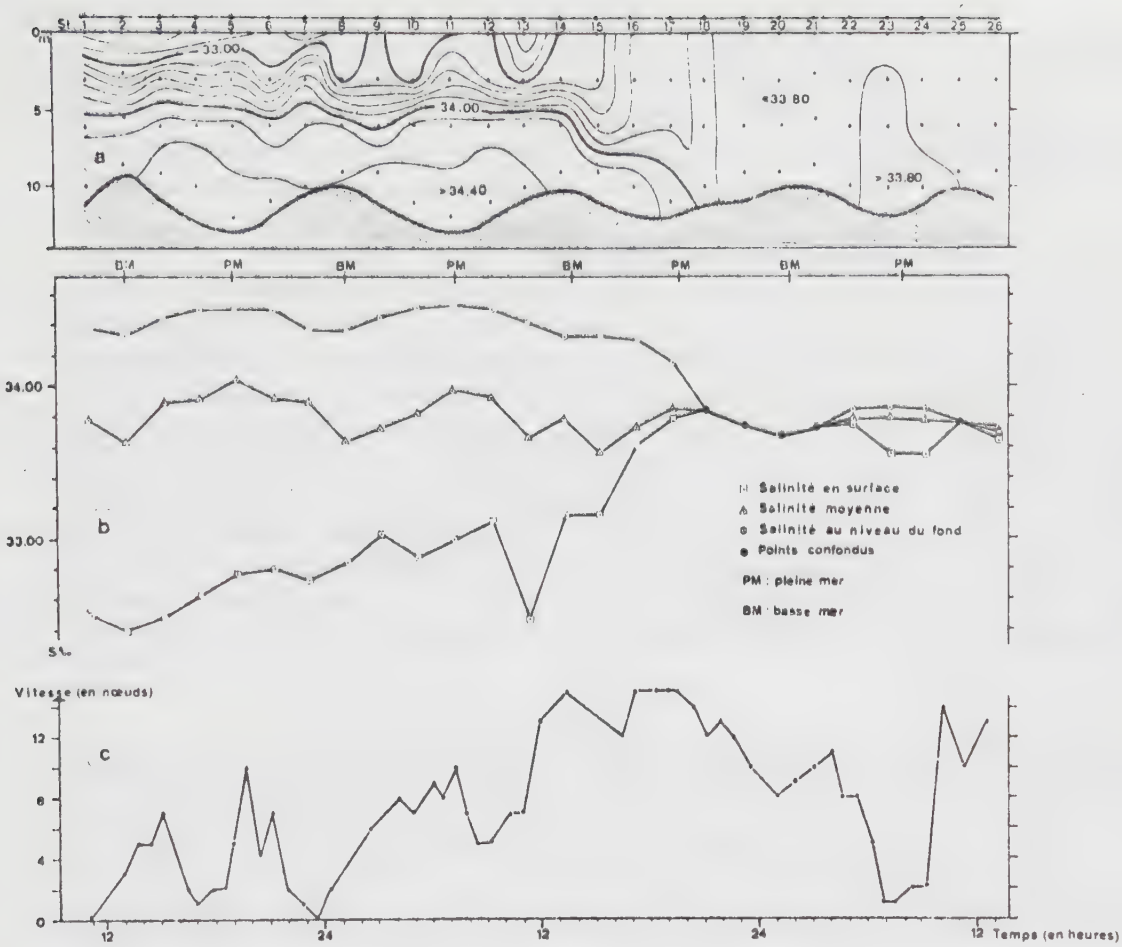


Figure 14 - Evolutions de la salinité (a, b) et du vent (c) en un point fixe de la baie d'Ambaro occupé pendant 50 heures consécutives, du 21 au 23 janvier 1968.
(extrait de PITON et MAGNIER, 1971)

sous la halocline.

Nous verrons par la suite que l'examen du peuplement planctonique confirme pleinement cette description.

Enfin, pour autant que la stratification n'est pas perturbée, une couche d'eau immobile peut se maintenir entre le contre-courant et le fond. Cette eau de fond, en saison humide, s'appauvrit en oxygène et s'enrichit en matières organiques et en sels nutritifs non utilisés, suivant un processus que nous examinerons en détail au paragraphe suivant.

Les calculs et les observations permettent d'établir qu'il n'existe pas de concommitance précise entre les transports de sel à travers la limite extérieure de la baie, et les apports d'eau douce. Au début de la saison des pluies la circulation "estuaire" n'est pas encore bien établie, et des apports d'eau douce modérés peuvent diluer la baie de façon appréciable. Puis, les apports d'eau douce augmentant, la circulation s'établit, grâce à laquelle de l'eau de surface dessalée sort de la baie, remplacée en profondeur par de l'eau plus salée. Ainsi, en février-mars la salinité moyenne de la baie passe par un minimum ; puis elle augmente, et la baie devient un bassin de concentration alors que les apports d'eau douce sont à leur maximum ; la circulation "estuaire" persiste enfin jusqu'en juin, vidant la baie de son eau douce, alors que l'évaporation est déjà largement excédentaire.

On peut ajouter que, de même qu'en ce qui concernait les gradients de salinité, les caractères de circulation et de transports ont une valeur essentiellement statistique. L'entraînement par le vent joue en effet un rôle important dans le transport d'eau global, de sorte qu'il a pu être constaté, au cours des 33 quadrillages de la baie exécutés en 1968 et 1969, des réponses variées à un même apport d'eau douce, et les variations enregistrées concordent étroitement avec la force et la direction du vent à l'époque des observations.

Pendant la saison sèche, l'évaporation devient prépondérante et la couche d'eau superficielle a tendance à s'enfoncer continuellement par gravité, ce qui constitue un facteur d'homogénéisation. La hauteur d'eau évaporée est sans doute à peu près la même sur toute la surface de la baie, mais l'augmentation de salinité qui en résulte est d'autant plus élevée que les fonds sont plus faibles - d'où une légèrement augmentation de salinité près des côtes, déjà signalée, et un glissement de l'eau sursalée contre le fond vers le large. Ce départ est compensé par un déplacement de l'eau de surface vers la côte : on a ainsi une circulation générale de type "anti-estuaire", qui semble toutefois n'intéresser que la partie la plus interne de la baie.

Nous verrons au paragraphe 8 les implications biochimiques de ces circulations.

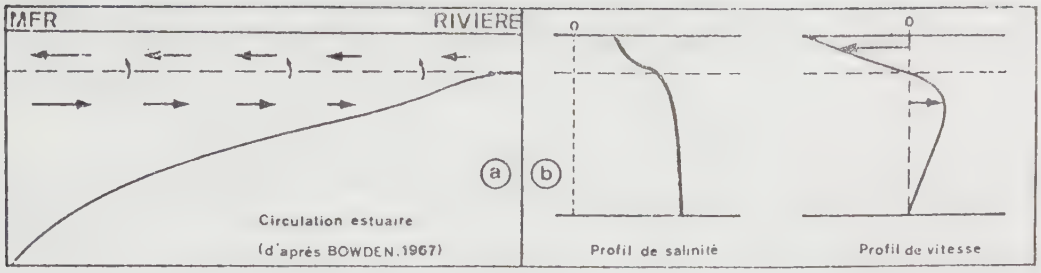


Figure 15 - Schéma d'un estuaire avec entrainement et mélange partiel.
(d'après BOWDEN, 1967 ; extrait de PITON et MAGNIER, 1971)

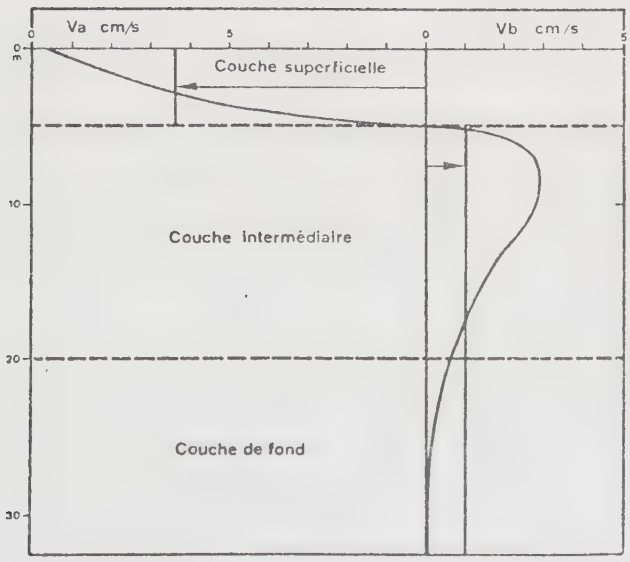


Figure 16 - Profil hypothétique des vitesses moyennes en baie d'Ampasindava pendant la saison des pluies.
(extrait de MAGNIER et PITON, 1972)

7-2 - Baie d'Ampasindava. Les caractères morphologiques et hydrographiques de cette baie, évoqués plus haut, lui confèrent les caractères d'un estuaire plus net que la baie d'Ambaro, et tendant vers le type "fjord" au maximum de la saison pluvieuse.

La circulation "estuaire" est beaucoup plus stable qu'en baie d'Ambaro, maximale en février-mars, et effective toute l'année sau au mois d'octobre, où l'on observe une salinité uniforme voisine de 35°/oo. La turbidité due au piégeage du seston dans la couche profonde est quasi-permanente à partir de 20 m.

Le contre-courant salé, important, maintient la salinité moyenne à l'intérieur d'un intervalle de valeurs plus étroit qu'en baie d'Ambaro : 32,90°/oo pour février, contre 34,95°/oo pour octobre. En revanche, on peut présumer que l'influence de la dessalure sur le milieu se fait sentir plus loin au large (quoique de façon moins uniforme, car l'écoulement de l'eau dessalée se fait surtout par la partie ouest de la baie.

La figure 16 représente le profil moyen des vitesses en baie d'Ampasindava au maximum de la saison des pluies. L'estuaire est alors de type "fjord" à trois couches.

8 - SELS NUTRITIFS.

DONGUY et PITON (1969) donnent la répartition verticale à la station 13 du phosphate minéral dissous (figure 17). L'eau superficielle est très pauvre : 0,20 µatg/l environ. La teneur augmente entre 100 et 220 m, puis se maintient aux environs de 1,10 µatg/l jusqu'à 500 ou 550 m ; elle augmente ensuite de nouveau jusqu'à un maximum d'environ 2,60 µatg/l atteint vers 1400 m. Les auteurs ne décrivent pas de variations saisonnières.

Un enrichissement en sels nutritifs peut provenir, sur la partie externe du plateau continental, des remontées d'eau sporadiques et de courte durée signalées plus haut (MAGNIER et PITON, 1972 : nitrates). Mais la plus grande partie de l'enrichissement en anions de la couche d'eau néritique est liée aux précipitations, qui peuvent agir

1º) directement par l'eau de pluie, où il a été mesuré jusqu'à 6,6 µatg/l d'azote nitrique, et 30 µatg/l d'azote ammoniacal (PITON et MAGNIER, 1971) ;

2º) Indirectement, par l'intermédiaire du draînage du continent par l'eau de ruissellement, grâce auquel sont entraînées de grandes quantités d'extraits de sol et de matière organique en cours de décomposition (à ce dernier titre, il faut citer l'importance de la mangrove, très développée sur une grande partie de la côte, et qui constitue un réservoir de matériel efficacement draîné par le courant d'eau douce qui la traverse ; le fond des baies reçoit en saison des pluies de grandes quantités de feuilles et de branches en décomposition, qui se trouvent introduits dans le cycle de la

productivité marine. Des phénomènes analogues ont été constatés dans les eaux continentales (GOLDMAN, 1961)).

Le cycle annuel des teneurs en anions azotés a été étudié en baie d'Ampasindava et au large de cette baie par PITON et MAGNIER (1972), PITON, MAGNIER et CITEAU (1973).

L'apport direct de sels nutritifs par les rivières semble être immédiatement consommé : on n'observe en effet de hautes teneurs qu'à proximité immédiate des embouchures. Par contre le cycle annuel se caractérise par un décalage important entre la minéralisation de la matière organique morte, exogène ou endogène, et l'utilisation des sels nutritifs qui en résultent.

Ce dernier phénomène trouve son interprétation dans la circulation "estuaire". Conformément au modèle de REDFIELD et al. (1963), un estuaire constitue un piège pour le seston et la matière organique morte qui ont tendance à sédimenter, sont repris par le contre-courant, et s'accumulent non loin de la côte contre le fond ou dans la couche de fond immobile. Dans cette dernière eau, peu renouvelée, la matière accumulée est soumise à la dégradation bactérienne et est progressivement minéralisée. Matières organiques dissoutes et sels nutritifs diffusent peu à travers une pycnocline accentuée ; comme par ailleurs la turbidité de la couche profonde ne permet qu'une photosynthèse atténuée, sinon nulle, les matériaux nutritifs vont s'accumuler au cours de la saison des pluies dans cette couche immobile, dont la teneur en oxygène diminue.

Cette situation est particulièrement nette en baie d'Ampasindava, principalement en février et mars. La couche stagnante, qui occupe alors 12 à 15 m d'épaisseur, constitue une "poche" riche en nitrates, pauvre en oxygène, turbide (la couche euphotique ne l'atteint pas : SOURNIA, 1972), et presque abiotique. Les teneurs extrêmes mesurées sont de 11,4 µatg/l pour l'azote et 0,89 ml/l pour l'oxygène (figures 18 et 19).

En baie d'Ambaro, il est impossible de mettre en évidence une couche immobile permanente. Néanmoins des poches appauvries en oxygène et enrichies en sels nutritifs ont été observées en saison des pluies, mais, en raison du brassage important au dessus de ces faibles fonds, elles doivent avoir une existence fugitive. Le déficit d'oxygène par temps calme est cependant assez intense pour inhiber le développement benthique : PLANTE (1967, 1969, 1971) la grande pauvreté en biomasse animale des vases terrigènes, et la présence de populations mortes de très jeunes Lamellibranches. Du point de vue de cycle de la matière organique, il semble que ce soit ici plutôt le sédiment lui-même, siège de phénomènes bactériens intenses, plutôt que la couche d'eau sus-jacente, que l'on doive considérer comme réservoir de matériel nutritif. Nous rejoignons en celà l'opinion de STEEMANN-NIELSEN (1959) au sujet des zones côtières tropicales. Dans cette optique, il serait intéressant d'approfondir la dynamique des échanges eau-sédiment, sujet qui n'a encore jamais été abordé dans la région que nous étudions.

La stratification verticale s'atténue progressivement à partir du début de la saison sèche, de sorte que la diffusion des sels minéraux dans toute la couche d'eau devient possible : en juin, les "poches" ont

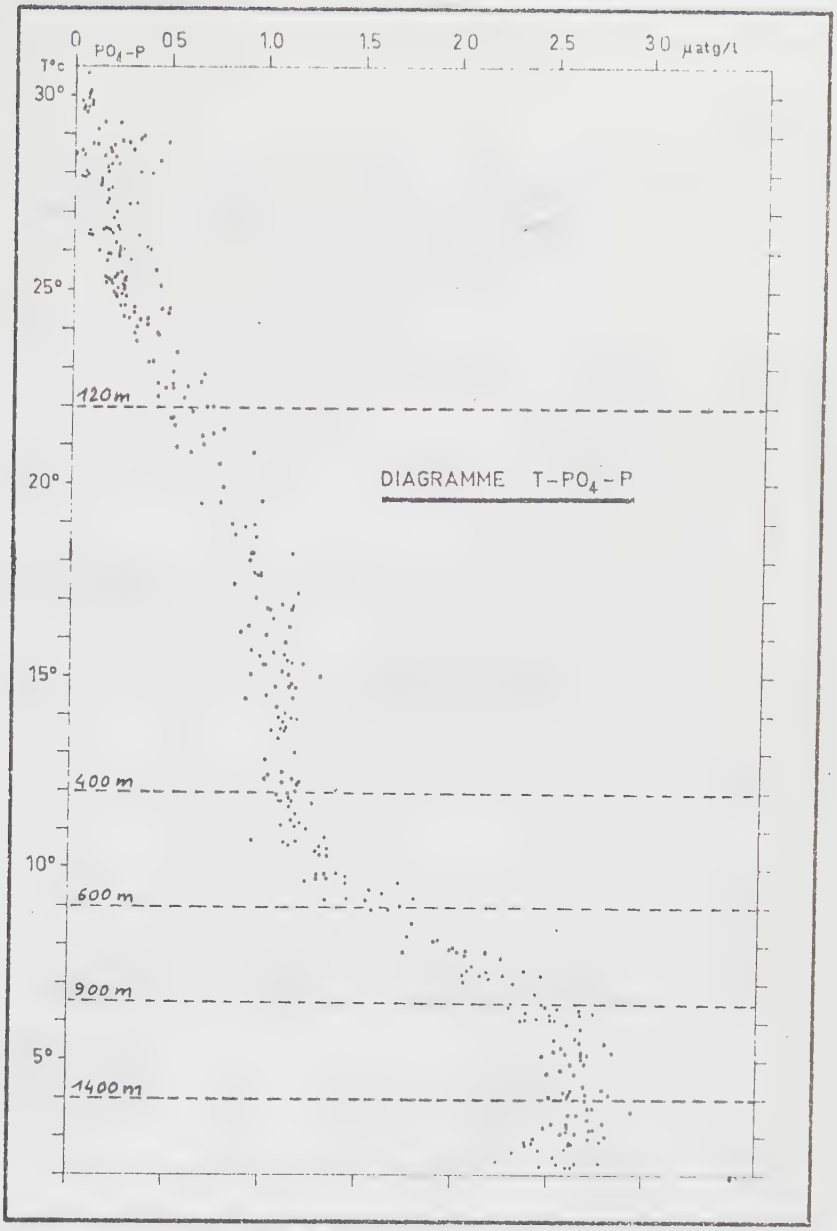


Figure 17 - Diagramme T-P à la station 13.
(extrait de DONGUY et PITON, 1969)

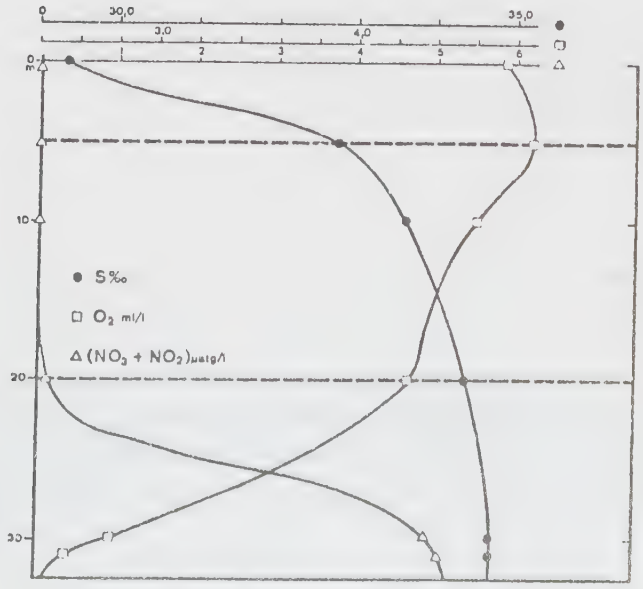


Figure 18 - Profils verticaux moyens de la salinité, et l'oxygène et de l'azote nitreux et nitrique à l'ouverture de la baie d'Ampasindava, en février-mars 1969.
(extrait de MAGNIER et PITON, 1972)

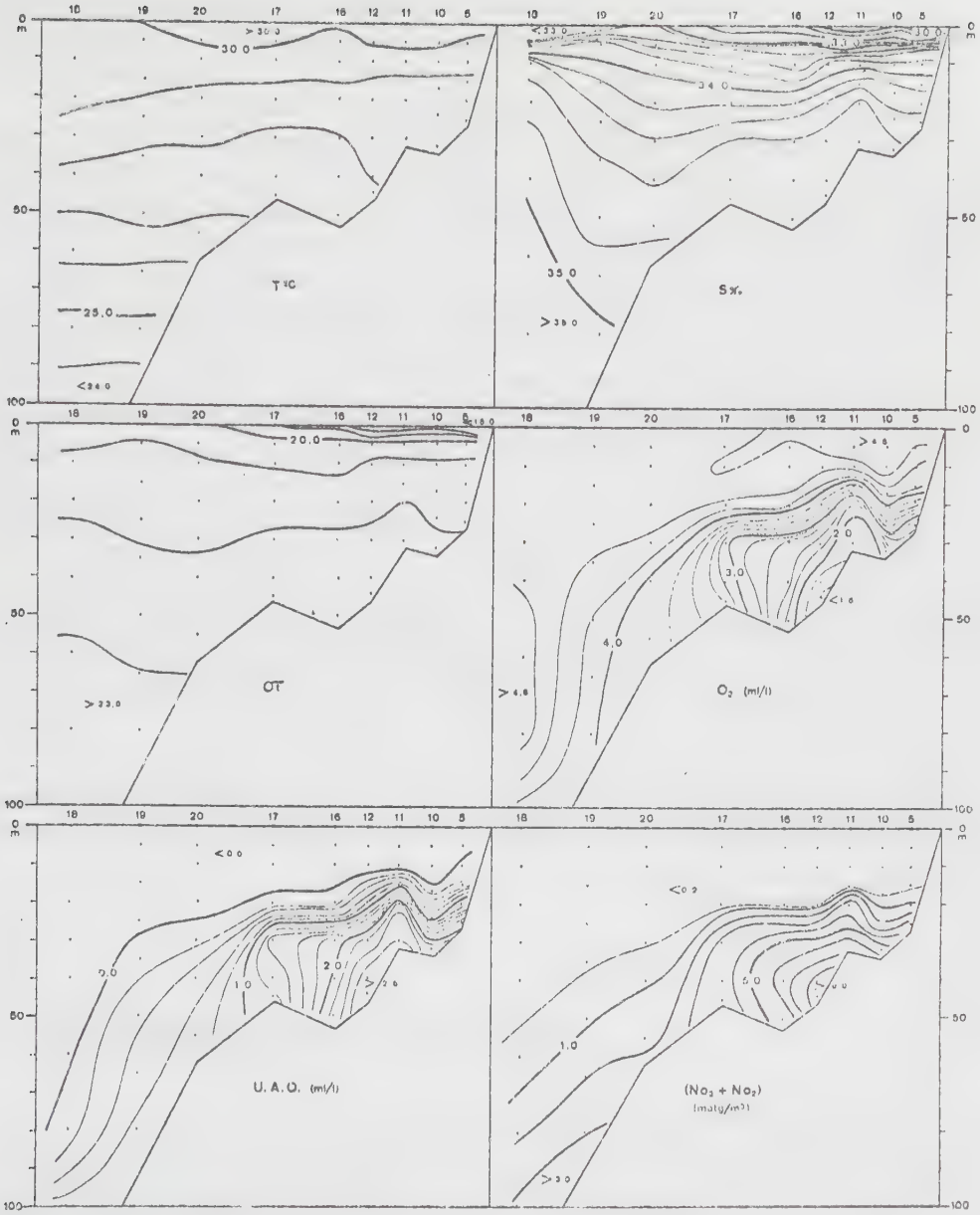


Figure 19 - Répartitions radiales et verticales de la température, de la salinité, de la densité, de l'oxygène dissous, de l'utilisation apparente de l'oxygène, et de l'azote nitreux et nitrique en baie d'Ampasindava, en mars 1969.
(extrait de MAGNIER et PITON, 1972)

disparu. Toutefois les hautes teneurs en nitrates et phosphates disparaissent avant d'atteindre les couches supérieures, ce qui tend à faire penser que les sels nutritifs sont utilisés au fur et à mesure de leur diffusion au sein de la couche euphotique.

En réalité, la dynamique de l'utilisation des sels nutritifs par le phytoplancton est encore mal comprise. L'homogénéisation verticale de la couche d'eau néritique commence en avril ou mai. A cette époque, se produisent des "blooms" phytoplanctoniques, que l'on aurait tendance à expliquer par la consommation des sels nutritifs libérés depuis la couche profonde. Cependant, on ne constate pas de diminution de la quantité totale de sels nutritifs avant juin-juillet, époque où les blooms eux-mêmes diminuent et disparaissent. La production primaire semble donc, pendant cette période, dépendre d'un "cycle court", interrompu en juin ou juillet par des causes encore inconnues. Une étude serrée de la région pendant la fin de la saion humide et le début de la saison sèche (SOURNIA, 1972 ; PITON, MAGNIER et CITEAU, 1973) fournit une description poussée du phénomène en précisant, semaine par semaine, l'extension spatiale du développement phytoplanctonique et des concentrations en sels nutritifs. Elle met en évidence à deux époques des maxima simultanés de la teneur en nitrates, du nombre de cellules, et du rapport production/chlorophylle : une première fois en mai, une seconde fois début juillet (maxima "semblant correspondre à deux étapes majeures dans la libération des sels minéraux" écrit SOURNIA, loc. cit.).

Au delà de la zone des baies, les isoplèthes des anions azotés s'enfoncent d'abord graduellement, puis brusquement au niveau du talus continental, pour rejoindre les isolignes caractéristiques des eaux du large.

9 - PHYTOPLANCTON ET PRODUCTION PRIMAIRE.

Les caractéristiques générales du cycle annuel de la biomasse phytoplanctonique, de la composition en espèces et de la productivité primaire ont fait l'objet de deux thèses de Doctorat d'Etat (ANGOT, 1967 ; SOURNIA, 1968 c). Le premier travail a trait aux variations saisonnières, étudiées sur une période de 17 mois, en quelques stations du plateau continental et du proche large. Le second est une étude plus approfondie, mais limitée à une baie de la côte de Nosy Be même, sur 16 mois. En outre ANGOT (1965 a) étudie le phytoplancton dans un secteur très côtier (fonds de 2 à 5 m), en baie d'Ambaro. Plus récemment, la baie d'Ampasindava et ses abords font l'objet d'un examen serré sur une période comprenant la fin de la saison des pluies et le début de la saison sèche (SOURNIA, 1972).

Les cartes de répartition établies mois par mois pour la chlorophylle et la productivité primaire par ANGOT (1964 a et b, 1968) sont fortement sujettes à caution, étant donné le petit nombre de stations sur lequel se fonde le réseau d'isoplèthes, dans une région si hétérogène. On peut retenir

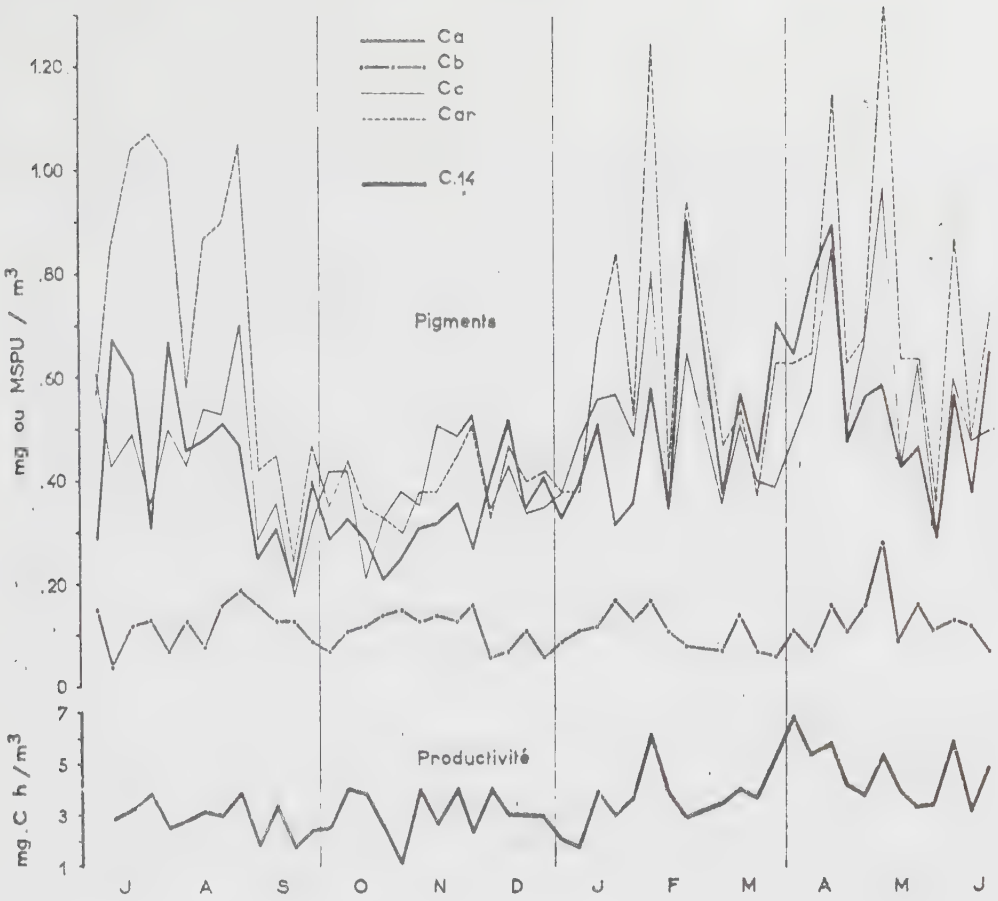


Figure 20 - Variations saisonnières des teneurs en pigments (Chlorophylles a, b, c, Caroténoïdes) et de la productivité (in situ, entre 07 et 11 h, immersion 1 m), près du Centre ORSTOM de Nosy Be.
(extrait de SOURNIA, 1965 a)

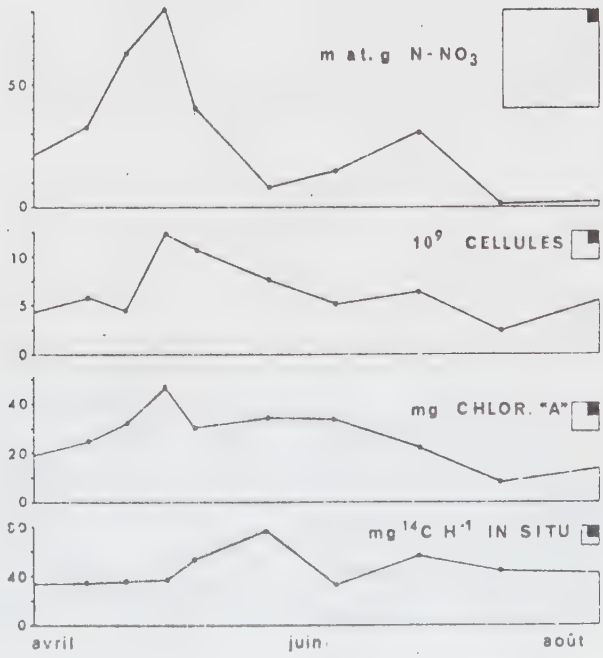


Figure 21 - Variations de l'azote nitrique, du nombre de cellules végétales, de la chlorophylle a, et de la productivité primaire in situ (valeurs rapportées à 1 litre d'eau) au fond de la baie d'Ampasindava. Les surfaces des carrés noirs et blancs sont proportionnelles dans chaque cas aux valeurs respectivement maximales et minimales.
(extrait de SOURNIA, 1972)

que les diverses grandeurs mesurées montrent des valeurs régulièrement minimales de juin à décembre, maximales en moyenne mais très irrégulières le reste de l'année ; d'autre part, elles décroissent considérablement lorsqu'on passe du plateau au large. La biomasse (calculée par ANGOT à partir du volume total des cellules de diamètre supérieur à 5 µm) se situe en saison sèche au voisinage de 0,5 g/m^3 en une station voisine de notre station 3 (à l'ouverture de la baie d'Ambaro) ; 0,2 g/m^3 à la station 11 (zone néritique externe) ; 0,1 g/m^3 à la station 12 (proche large). Les valeurs maximales constatées en saison humide atteignent respectivement 3,0 ; 1,7 ; 0,6 g/m^3. Les valeurs correspondantes pour la teneur en chlorophylle sont 0,15 ; 0,13 ; 0,05 mg/m^3 au milieu de la saison sèche ; 1,20 ; 0,53 ; 0,33 mg/m^3 en saison humide (il s'agit de moyennes sur 5 profondeurs, d'après ANGOT, loc. cit.). On trouve, dans les mêmes conditions, pour la productivité primaire : 0,45 ; 0,75 ; 0,06 mg $C/m^3/h$ en saison sèche ; 10,38 ; 6,60 ; 2,50 en saison humide.

Très près de côte, SOURNIA (1965 a, 1968) constate un cycle annuel voisin de celui décrit par ANGOT - à celà près que la saison pauvre se situe de septembre à décembre, la saison riche et irrégulière de janvier à août - en ce qui concerne les teneurs en chlorophylle. Le cycle annuel de la productivité primaire est confus, marqué seulement par des valeurs en moyenne plus élevées pendant la saison des pluies (5 mg $C/m^3/h$) que pendant la saison sèche (2,5 mg $C/m^3/h$). Ces variations sont représentées à la figure 20. Le déterminisme de ces alternances, très décalées par rapport à l'alternance des saisons hydrologiques, reste assez obscur.

Les dessalures considérables provoquées par les pluies semblent susciter des bouleversements dans le peuplement phytoplanctonique. ANGOT (1968) donne la valeur σ_t = 20 comme seuil correspondant à un bouleversement très près de la côte, 21 à l'ouverture des baies, 21,5 en zone néritique externe, et 22 au large. Un passage brutal à une valeur inférieure au seuil se traduit par une chute de productivité primaire. Ces constatations rejoignent celles de SUBRAHMANYAN (1959 a) obtenues à partir de comptages de cellules, sur la côte de l'Inde.

En ce qui concerne la composition du phytoplancton néritique, SOURNIA (1968) signale l'importance du nannoplancton (cellules comprises entre 2 et 20 µm) qui conserve toute l'année un niveau assez élevé : plus de 50000 cellules par litre. Par contre le microplancton (20 à 200 µm) montre des variations d'abondance considérables et brutales : des périodes subdésertiques alternent avec des "blooms", ces derniers étant échelonnés tout le long de l'année, avec des variations de composition spécifique. Les deux éléments essentiels du microplancton sont les Diatomées, abondantes surtout dans les baies, et la Cyanophycée Oscillatoria (= Trichodesmium) thiebautii. Les premières effectuent dans l'année un certain nombre de poussées, dont les plus importantes se situent en saison humide et au milieu de la saison sèche. Les principaux genres donnant lieu à des "blooms" sont les genres Chaetoceros pour la saison sèche, Rhizosolenia pour la saison humide, Guinardia aux

deux saisons. Les densités atteintes peuvent alors dépasser un million de cellules par litre.

Oscillatoria thiebautii (cf. SOURNIA, 1968 b, 1970) est pérennante, mais se développe surtout dans l'intervalle des poussées de Diatomées. Elle constitue souvent des blooms s'achevant par des phénomènes d'eau rouge, et leur prolifération aboutit souvent rapidement à un déséquilibre trophique et à la destruction massive de la population ; les cellules mortes constituent alors des trainées jaunes ou brunes à la surface de la mer, dégageant souvent une odeur forte. Cependant nous n'avons jamais observé de phénomène d'intoxication du milieu. Nos observations personnelles nous ont amené à relier ces proliférations occasionnelles à des précipitations intermittentes, telles qu'il s'en produit surtout au début de la saison des pluies, ainsi que lors des averses de saison sèche (notamment à l'époque de la "pluie des mangues", micro-saison humide d'une semaine, en août, au cours de laquelle il tombe de l'ordre de 20 mm d'eau) (*).

Les Dinoflagellés, groupe plus océanique, sont toujours rares sur le plateau continental, et d'autant plus rares qu'on se rapproche plus de la côte. Ils sont plus nombreux en saison sèche qu'en saison humide - comme d'ailleurs les Diatomées à tendance océanique.

ANGOT (1965b) signale que les eaux néritiques sont plus riches en espèces que les eaux du large, et que ces dernières se caractérisent surtout par l'absence de nombreuses espèces présentes sur le plateau. Corrélativement, l'indice de diversité est plus élevé en saison humide (où le plateau est plus "néritisé") qu'en saison sèche : valeurs de l'ordre de 4 et 2,3 respectivement ; l'augmentation saisonnière a lieu d'août à novembre. On s'interroge toutefois sur la signification de ces valeurs, obtenues à partir des comptages des cellules supérieures à 5 µm, lorsqu'on connait les difficultés de détermination spécifique des organismes nannoplanctoniques.

L'image du cycle annuel phytoplanctonique résultant des travaux d'ANGOT et de SOURNIA se résume donc en assez peu de points (nous avons laissé de côté l'étude plus approfondie des variations nycthémérales, réalisée par SOURNIA). Par rapport à l'évolution des caractères physiques et chimiques de l'environnement, les caractères du peuplement phytoplanctonique semblent plus difficiles à saisir. La raison en est sans doute qu'en abordant le plancton, nous passons aux caractères biologiques du milieu. Or un des caractères essentiels du peuplement vivant est sa faculté d'adaptation à un

---

(*) Il semble que les blooms d'Oscillatoria servent de support trophique à des essaims assez considérables du Copépode Acartia amboinensis, lui même consommé par les larves des Poissons pélagiques. Il y a là une courte chaîne alimentaire, bien individualisée et liée à des conditions écologiques particulières , qu'il serait intéressant d'étudier. En ce qui concerne la production primaire, les blooms d'Oscillatoria semblent posséder un rôle d'un intérêt particulier en raison d'une part de l'assimilation probable d'azote moléculaire, d'autre part de l'importance de l'excrétion organique (SOURNIA, 1970).

milieu pouvant fluctuer. Cette faculté est autant le fait des organismes eux-mêmes, que du remplacement des espèces les unes par les autres en fonction des conditions ambiantes. Ainsi, SOURNIA (1972) remarque que "la biomasse varie moins que les sels minéraux, et la production moins que la biomasse : régulation croissante vers les niveaux d'organisation les plus élevés..." (figure 21).

Cependant, si l'on se réfère aux mécanismes reconnus dans les autres écosystèmes, on doit considérer que cette adaptation n'est effective qu'à une certaine échelle de temps et d'espace (les deux dimensions étant liées par la vélocité des transferts). La réponse globale d'un peuplement à des stimuli écologiques exige un certain temps de latence : par exemple, celui nécessaire au remplacement d'un ensemble d'espèces par un autre. Il y a donc lieu d'opposer :

1º) Les variations saisonnières, ou spatiales à grande échelle : elles apparaissent d'autant plus estompées que l'on considère un ensemble au niveau duquel l'organisation (donc la possibilité de réponse adaptative) est plus élevée : la production primaire plus que la biomasse, la biomasse plus que la quantité de matériel nutritif ; nous verrons apparaître dans l'étude du zooplancton un niveau où la régulation est encore plus poussée (*). Les variations spatio-temporelles à cette échelle, qui sont des processus d'adaptation globale, sont modulés par le cycle hydro-climatique et les mouvements de masses d'eau - phénomènes relativement réguliers.

2º) Les variations locales à plus court terme, souvent liées à des altérations brutales et fugitives du milieu ambiant : averses, arrivées localisées d'eau douce, arrivées localisées d'eau douce, coups de vent ... Les effets de ces altérations peuvent être momentanément "catastrophiques" sur les peuplements, mais sont à court terme et limités dans le temps, et les états observés en un point et à un instant donnés dans le peuplement vivant sont, soit des <u>états transitoires à l'intérieur d'un processus de régulation</u>, soit des <u>fluctuations aléatoires</u> liés aux mouvements de l'eau à petite échelle (turbulence).

En conséquence, une description tant soit peu explicative de la dynamique des peuplements devra se fonder sur une méthodologie des observations spécifique par rapport à celle employée dans l'étude des caractères physico-chimiques du milieu. Précisément : il sera nécessaire d'envisager plusieurs niveaux phénoménologiques indépendants - c'est-à-dire, concrètement, plusieurs échelles d'observation dans le temps et l'espace.

Ce principe nous a guidé dans l'étude du peuplement zooplanctonique. Nous avons relié différentes échelles d'observation, et nous passerons, dans notre exposé, de l'échelle généralement considérée dans les travaux d'océanographie (échelle géographique et échelle des variations saisonnières), à celle de la microrépartition (ou "microdistribution"), puis à celle, encore trop souvent ignorée, des phénomènes mal prévisibles et des répartitions peu cohérentes. Cette dernière semble fortement liée aux phénomènes de turbulence hydrodynamique, et ne pourra nous fournir que les lois de la variabilité aléatoire en milieu isotrope : nous aurons atteint la limite de la microécologie, compte tenu des possibilités d'observation en mer.

(*) Troisième partie, § 3-12.

Deuxième partie :

Méthodes employées dans l'étude du zooplancton.

1 - METHODOLOGIE DES PRELEVEMENTS ; RECAPITULATION SYNOPTIQUE DES OBSERVATIONS.

L'examen du zooplancton de la région de Nosy Be, entre 1963 et 1972, a comporté l'exécution d'environ 5700 récoltes au filet, dont la liste fait l'objet d'un document archivé au Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy Be (FRONTIER, 1972 a). La position des principales stations est donnée dans ce document ainsi que dans FRONTIER, 1966 c, 1970, 1971 a, et a été reporté ici sur les cartes des figures 1, 2 et 22.

La méthodologie des prélèvements est indiquée dans FRONTIER (1966 c), PETIT et al. (1969), PETIT et BOUR (1971). Résumons la : nous avons utilisé

1º) le filet "Trégouboff", 1 m de diamètre d'ouverture, mailles dégressives (TREGOUBOFF et ROSE, 1957) ;

2º) le filet "à larves de Poissons", 1 m de diamètre d'ouverture, 7 mailles par centimètre linéaire ;

3º) le filet "Discovery" (vertical fermant), 0,70 m de diamètre d'ouverture, mailles 80 et 160 µm (KEMP et al., 1929) ;

4º) le filet "Lucifer" (horizontal fermant), 0,70 m de diamètre d'ouverture, maille 80 µm (PETIT et al., 1969 ; PETIT et BOUR, 1971) ;

5º) le filet "Clarke-Bumpus" de 0,30 m de diamètre, maille 80 µm (PAQUETTE et al., 1961) ;

6º) la "luge à plancton", filet de mêmes dimensions que le "Lucifer", tendu dans un bâti métallique conçu pour glisser contre le fond - inspiréede BEYER (1958) et HOLME (1964) - représentée par PETIT et BOUR, 1971 ;

7º) le filet à neuston - inspiré de DAVID (1965) et BIERI et

NEWBURY (1966) - représenté par PETIT et BOUR (1971).

Les filets "Lucifer" (construit par Didier PETIT) et "Clarke-Bumpus" ont été utilisés dans l'optique d'une étude quantitative du zooplancton. Leur fonctionnement a donc été testé de façon précise, et leur rendement de filtration (fonction de la vitesse de trait) mesuré le plus exactement possible. Les mesures de flux effectuées à l'entrée du filet "Lucifer" ont montré que le résultat variait considérablement avec le courantomètre utilisé, et avec la position de celui-ci dans le plan de l'ouverture du filet... ainsi qu'avec des facteurs impossibles à déterminer. Des études statistiques ont néanmoins permis de déterminer les performances des deux types de filets, et d'établir que le volume filtré est calculable, en fonction de la vitesse et du temps de trait, avec une incertitude de±13% pour le premier,±10% pour le second.

Ces ordres de grandeur étant sans commune mesure avec celui des incertitudes sur la quantité moyenne de plancton dans un volume d'eau connu, il a paru justifié d'employer les filets sans courantomètre, mais en respectant rigoureusement les conditions de trait. Il en a été de même, évidemment, pour les filets à prétention moins quantitative, dont le rendement de filtration est resté mal connu, mais qui ont fourni cependant des résultats très interprétables dans la mesure où ils ont été manoeuvrés toujours de la même façon. C'est en particulier le cas pour le filet "Trégouboff", dont l'hétérogénéité du maillage rend illusoire un calcul de filtration : ayant constaté que son rendement était très reproductible, et compte tenu de l'intérêt d'un grand éventail de tailles d'organismes capturés, cet engin a été largement utilisé au cours des trois premières années (550 récoltes).

Les traits de filets duraient généralement de 3 à 5 minutes. En effet, la richesse en plancton des eaux étudiées (eaux du large exceptées) est telle que le colmatage apparaît, diminuant le rendement de filtration, généralement après 5 minutes de trait - temps correspondant à la filtration de 50 litres d'eau par centimètre carré pour le "Lucifer" et le "Clarke-Bumpus".

Les observations réalisées peuvent être récapitulées, pour l'essentiel, comme suit :

A - Un premier cycle annuel, comportant des observations aux stations 3 à 10 répétées chaque mois. Les stations 3, 7, 8, 9A, 9B, 10 étaient occupées de jour, les stations 4, 4α, β, γ, 4A, 5, 5A de nuit, la station 6 à l'aube. Filets Trégouboff, Discovery et à larves de Poissons.

B -Suite aux premiers résultats (ayant montré l'existence de variations saisonnières, et de trois zones de peuplement : néritique-interne, néritique-externe et océanique), l'étude du rythme annuel a été prolongé sur deux ans en trois stations, caractéristiques des trois zones : stations 3, 4 et 5A, puis à partir de septembre 1964, 3, 11 et 12 - station 3 occupée de jour, toutes les autres de nuit. Filets Trégouboff et à larves de Poissons.

C - D'autres cycles annuels d'observations ont été réalisés dans des conditions plus précises :

- station 11, occupée une fois par semaine pendant un an, vers midi ; filet Trégouboff, immersion 10 m (BINET et DESSIER, 1968) ;
- stations A et 11, occupées deux fois par mois, de nuit ; filet Lucifer à plusieurs immersions (PETIT, 1973 b);
- cinq stations en baie d'Ambaro, occupées deux fois par mois pendant un an, et deux d'entre elles une seconde année, de nuit ; filet Lucifer en surface et luge près du fond (LE RESTE, 1970 a et b).

D - Une radiale de 11 à 16 stations joignant le fond de la baie d'Ambaro au talus continental, a été réalisée à cinq époques de l'année différentes dans le but de préciser la zonation côte-large. Filets Discovery et Clarke-Bumpus, de jour (FRONTIER et al., 1971).

E - Quadrillages dans les baies d'Ambaro et d'Ampasindava. En particulier, étude approfondie de la baie d'Ambaro en 1968 et 1969, dans le cadre d'un travail d'équipe ayant rassemblé les diverses disciplines pratiquées au Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy Be. La série la plus importante d'observations comprend 20 quadrillages de 44 stations (carte figure 22) répartis sur un peu plus d'un an ; en chaque station étaient réalisés un trait oblique fond-surface au Clarke-Bumpus et une récolte de neuston.

F - Récoltes mensuelles à la station 13 et au dessus du talus continental (13α) pendant près de deux ans, et quelques trajets nord-sud le long du talus. Filet Discovery, traits verticaux échelonnés.

G - Cycles nycthéméraux d'observations en de nombreuses stations du plateau et du talus, à diverses époques de l'année. Tous types de filets.

H - Séries de récoltes répétées en un même point, ou suivant un quadrillage stratifié, destinées à l'étude statistique de la dispersion du plancton. Filets Lucifer et Clarke-Bumpus.

2 - MESURES DE L'ABONDANCE PLANCTONIQUE.

Nous nous en sommes tenus, pour tenter de dégager les grandes lignes de l'écologie planctonique, à une seule méthode, consistant à suivre les variations d'abondance dans l'espace et dans le temps, en les analysant de façon à distinguer ce qui revient à l'évolution propre des populations vivantes, et aux déplacements et mélanges de masses d'eau.

Les variations quantitatives du plancton ont été appréhendées essentiellement par le moyen de comptages d'organismes. Deux formes d'évaluation ont été retenues : une évaluation précise, par espèce et éventuellement par stade de développement, pour un nombre limité de groupes zoologiques ; et une évaluation très approximative, se traduisant par une "cote d'abondance", pour les autres catégories du zooplancton. Enfin, nous avons effectué lors

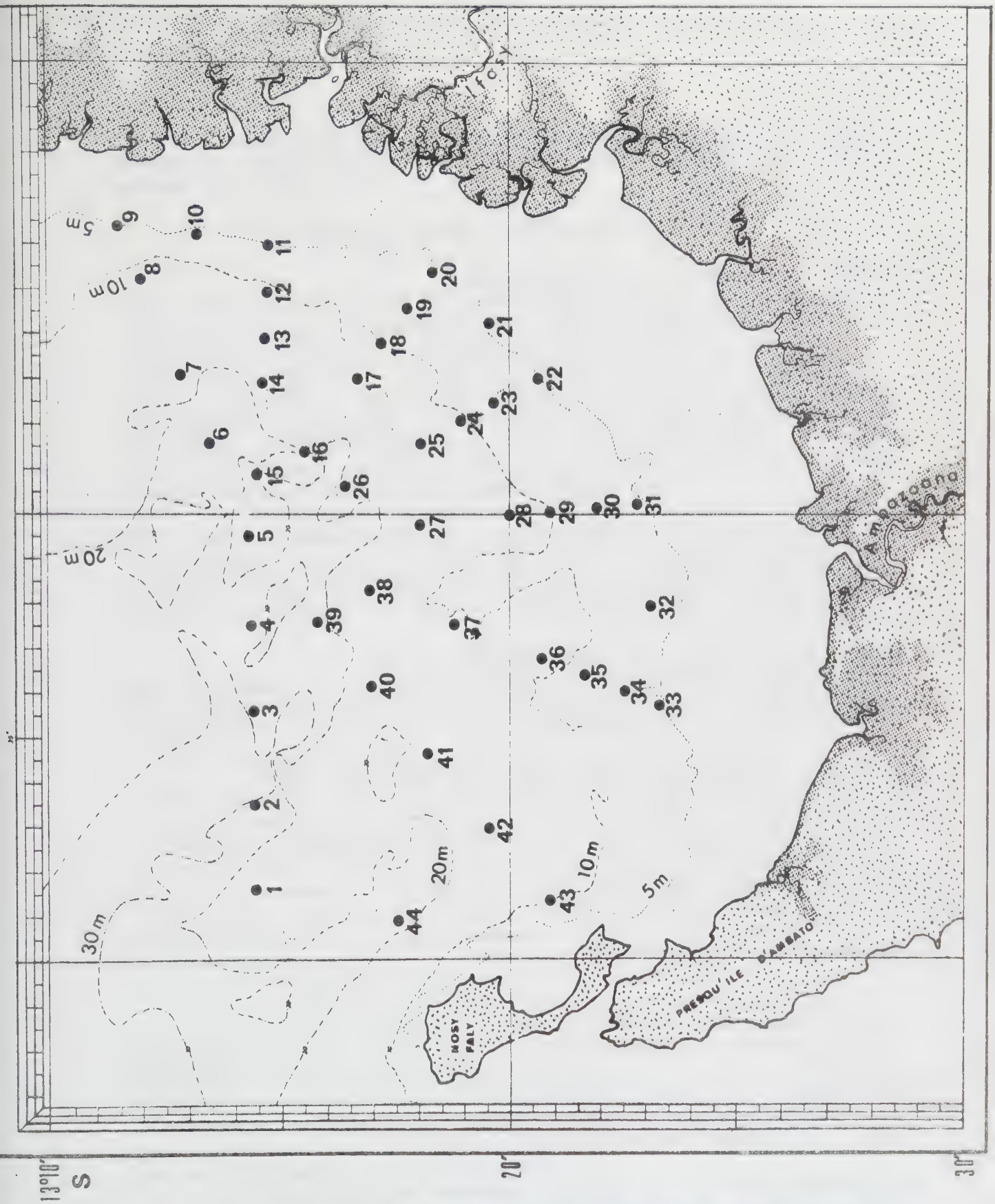


Figure 22 - Quadrillages de la baie d'Ambaro en 1968-1969 (stations AMB 1 à AMB 44).

: Mangrove

des quadrillages de la baie d'Ambaro des mesures de poids sec de récoltes totales. Nous allons décrire ces trois techniques, et définir la précision obtenue dans chaque cas.

2-1 - Comptages précis (FRONTIER, 1972 b).

21-1 - Méthode de comptage. l'échantillon de plancton fixé, représentant un volume sédimenté généralement compris entre 10 et 300 cm^3, est mis en suspension dans un volume de liquide au moins dix fois supérieur, et homogénéisé au moyen d'une poire en caoutchouc remplie et vidée une dizaine de fois. Puis il est sous-échantillonné à l'aide de la même poire, le contenu de la poire représentant une fraction volumétrique comprise entre 1/10 et 1/40 de l'échantillon. Une poire moyennement rigide (fournisseur : THOMAS, Philadelphie, U.S.A.), manipulée toujours de la même façon (l'emplacement des doigts a été marqué) permet de réaliser des prélèvements avec une erreur sur le volume inférieure à 2%.

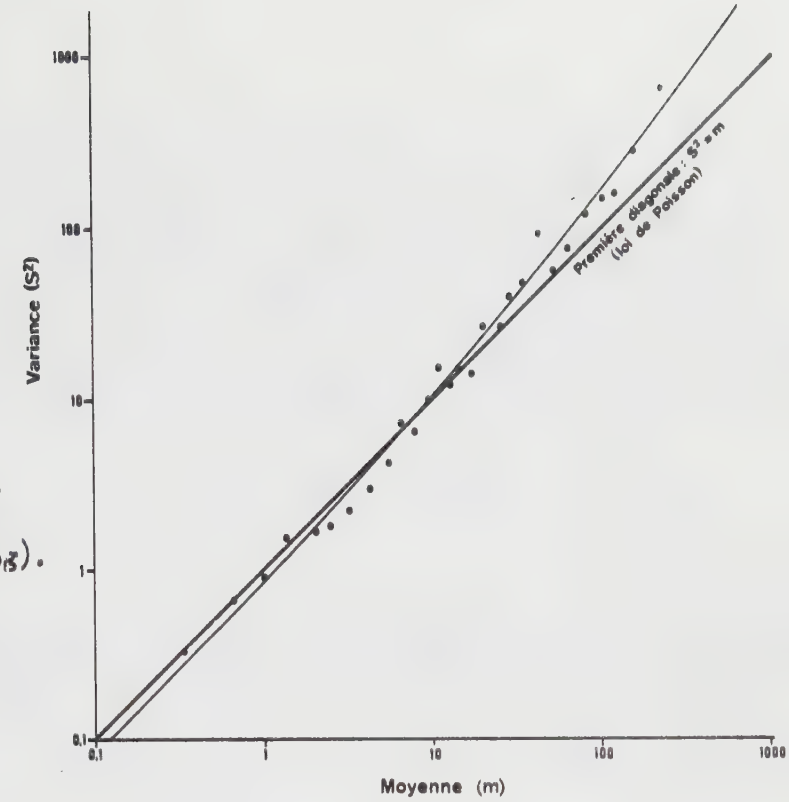
Le contenu de la poire est versé dans une cuvette de Dollfus (fournisseur : LEUNE, Paris), et les organismes sont dénombrés sous stéréomicroscope soit dans la cuvette entière, soit dans une partie aliquote de celle-ci, facile à déterminer grâce au quadrillage du fond de la cuvette. La fraction d'échantillon examiné varie ainsi entre 1/10 et 1/400.

21-2 - Etude empirique de la variabilité des résultats de comptage. Dans le but d'estimer l'erreur statistique de comptage, nous avons étudié empiriquement la distribution des résultats de comptages dans des séries répétées. Le détail de l'expérience a été publié ailleurs (FRONTIER., loc. cit.).

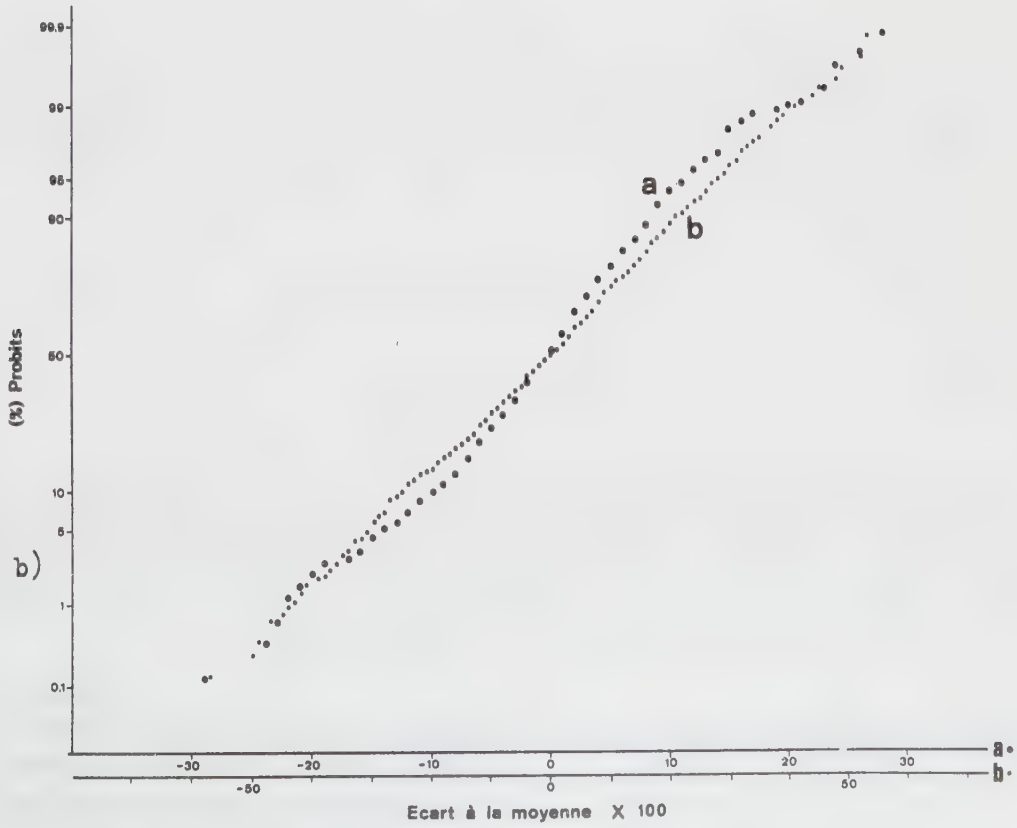
Chaque sous-échantillon étant replacé après comptage dans la récolte, il s'ensuit que si les particules étaient dispersées au hasard dans la phase liquide, les distributions obtenues obéiraient sensiblement à la loi de Poisson (égalité des moyennes et des variances, aux incertitudes statistiques près). Nous observons en réalité une loi différente, tout au moins pour les nombres non très petits. Les particules organiques que sont les organismes planctoniques fixés ont des propriétés physiques qui leur confèrent une tendance à s'agglomérer, en dépit de l'homogénéisation de la suspension. Il en résulte une surdispersion générale, dont l'allure est fournie par le graphique moyenne-variance de la figure 23.

Les valeurs portées sur ce graphique sont obtenues à partir de comptages répétés trois fois sur la même récolte, portant sur 32 catégories zoologiques d'importances très diverses,et sur 28 récoltes. Chaque variance est donc calculée à l'aide de 2 degrés de liberté, et l'ensemble du calcul utilise 2 x 32 x 28 = 1792 degrés de liberté. La loi expérimentale se traduit par un nuage de 896 points ; toutefois, pour plus de clarté, nous n'avons porté sur la figure que 29 points moyens (chacun d'eux correspondant à 30 degrés de liberté au moins).

On constate que les points se disposent de façon caractéristique par rapport à la première diagonale, qui représente la loi de Poisson. Les 12 points situés en deçà de m = 10 individus par sous-échantillon sont très



igure 23 - Relation moyenne-variance dans l'ensemble des effectifs non transformés (échelle log-log). Trait fin : arc de parabole ajustant le nuage de points. Dans la pratique, on ajustera à deux segments de droite (voir texte).
extrait de FRONTIER, 1972 b)



ure 24 - Distribution des résidus après transformation :
a : log (gros points)
b : racine cubique (petits points).
rait de FRONTIER, 1972 b)

près de la diagonale : pour ces faibles densités, les organismes sont quasiment dispersés au hasard dans la phase liquide. Au delà de m = 10, l'alignement de points se décolle de la diagonale, dénotant une surdispersion. Une tendance nette se dégage donc, bien que la relation moyenne-variance ait été obtenue en rassemblant des dénombrements de taxons très divers.

Il s'agit pour nous de rechercher une approximation numérique de l'erreur statistique de comptage. Nous nous en tiendrons donc à une approximation de la loi empirique consistant à admettre la loi de Poisson pour $m \leqslant 10$, et pour $m > 10$, à adopter la régression de $\log s^2$ en $\log m$:

$$\log s^2 = 1{,}2265 \log m - 1{,}2165$$

ou :
$$s^2 = 0{,}061\ m^{1{,}23}$$

On sait dès lors trouver la transformation non linéaire à appliquer aux données pour stabiliser la variance. Il est établi en effet (voir par exemple KENDALL et STUART, vol.1, 1963, p.232, et vol.3, 1968, p.88) que si une famille de distributions est caractérisée par une relation moyenne-variance de la forme

$$\sigma^2 = f(\mu)$$

la transformation rendant la variance indépendante de la moyenne, à l'approximation du premier ordre, est :

$$g(x) = \int^x \frac{dt}{\sqrt{f(t)}}$$

(la borne inférieure de l'intégrale est arbitraire puisque l'addition d'une constante ne modifie pas la variance). Dans l'exemple étudié, la relation moyenne-variance est de la forme

$$\sigma^2 = a.\mu^b$$

d'où
$$g(x) = 1/\sqrt{a}\int^x t^{-b/2}dt$$

$$= \frac{1}{\sqrt{a}(1-b/2)} \cdot x^{1-b/2}$$

à une constante additive près, et à condition que $b \neq 2$. D'autre part, la constante multiplicative $1/\sqrt{a}(1-b/2)$ peut également être ignorée, car la multiplication d'une variable aléatoire par un facteur constant n'altère pas l'indépendance moyenne-variance. En conclusion, on retiendra une transformation de la forme

$$g(x) = x^{1-b/2}$$

et en l'occurence :

1º) pour $m \leqslant 10$ (loi de Poisson : $a = b = 1$) : $g(x) = \sqrt{x}$. Ce résultat est classique (ANSCOMBE, 1948, l'améliore en proposant $\sqrt{x + 3/8}$). La variance devient constante et égale à 0,25.

2º) pour $m > 10$ (surdispersion : $b = 1{,}23$) : $g(x) = x^{0{,}385}$.

Pour le calcul d'un ordre de grandeur de l'erreur, nous avons remplacé la seconde transformation par la forme plus simple $\sqrt[3]{x}$ c'est-à-dire $x^{0,333}$. On peut tester cette approximation : après transformation racine cubique effectuée sur les données, le coefficient de corrélation entre log m et log s^2, pour $m > 10$, est égal à -0,31, valeur non significative : l'amélioration qui serait obtenue en adoptant la puissance 0,385 peut être considérée comme fortuite.

On admettra donc que la variance est stabilisée par la transformation racine cubique. Les 17 nouvelles variances se groupent autour d'une valeur voisine de 0,04765.

L'indépendance vis à vis de la moyenne, toutefois, n'implique pas l'homogénéité de la variance. Cette homogénéité est vérifiée par le test classique de BARTLETT (1937) : si s_1^2, s_2^2, ...s_k^2 sont k estimations de la variance obtenues avec n_1, n_2, ...n_k degrés de liberté et si ces estimations sont homogènes, l'estimation glogale s^2 étant obtenue avec $n_1 + n_2 + \ldots + n_k = n$ degrés de liberté, alors la quantité

$$B = \frac{n \cdot \log s^2 - \sum_{i=1}^{k} n_i \cdot \log s_i^2}{0,4343 \left[1 + \frac{1}{3}(k-1) \left(\sum_{i=1}^{k} \frac{1}{n_i} - \frac{1}{n} \right) \right]}$$

(logarithmes de base 10) est approximativement distribuée comme un χ^2 à (k-1) degrés de liberté. On a ici : k = 17 ; n_i = 30 quel que soit i pour $m > 10$; n = 17 x 30 = 510. On trouve B = 29,83 : valeur significativement trop élevée au seuil 5%, non au seuil 1%. L'indépendance de la variance vis à vis de la moyenne n'exclut donc pas une certaine variabilité qui se trouve à la limite de la signification statistique. On peut y voir soit l'effet de l'erreur introduite en remplaçant la transformation $x^{0,385}$ par la transformation racine cubique, soit plus probablement l'effet de l'hétérogénéité introduite en rassemblant des comptages d'organismes de natures diverses, pouvant réaliser au sein de la phase liquide des états divers de surdispersion.

Nous accepterons cependant l'approximation, et admettrons que les racines cubiques des comptages sont distribuées avec une variance constante de l'ordre de 0,04765. Il reste à vérifier la normalité de la distribution des résidus, ce que nous réalisons grâce à un test probit appliqué aux écarts par rapport à la moyenne de chaque comptage triplé. Le résultat est représenté sur la figure 24 (alignement b, petits points) ; il est satisfaisant. Signalons que la normalité est également assez bien réalisée après transformations $\sqrt{x}$ et $(\log x)^2$, en dépit de stabilisations insuffisantes de la variance ; par contre la transformation log aboutit à une kurtosis (alignement a, gros points).

Après transformation racine cubique on trouve graphiquement, en construisant l'intervalle (15,87% ; 84,13%), correspondant à $\pm \sigma$, un écart-

type égal à 0,18, d'où une variance de 0,0324, estimation différente de la précédente. Mais cette estimation est entachée d'un biais calculable. En effet, la pente donnée par le graphique probit ne fournit directement la valeur de σ que dans l'hypothèse où toutes les données sont indépendantes ; dans ce dernier cas la variance s'estime en divisant la somme des carrés des écarts par le nombre de données moins un , soit ici 754. Mais les écarts ont été calculés par rapport à 255 moyennes, préalablement calculées à partir de trois valeurs indépendantes chacune. Il n'y a donc que 764 - 255 = 510 degrés de liberté, soit pratiquement les deux tiers du nombre de degrés de liberté dans le cas de l'indépendance de tous les écarts, de sorte que la variance obtenue graphiquement doit être multipliée par 3/2 pour fournir une estimation correcte. On trouve alors $s^2 = 0,0486$, valeur peu éloignée de la première estimation 0,0477. Nous avons préféré retenir l'estimation graphique, obtenue à partir de la partie centrale de la distribution (intervalle $\pm \sigma$) qui s'ajuste très finement à une droite, ignorant les écarts extrèmes peu interprétables et sans doute liés à l'hétérogénéité des données initiales.

Finalement, nous poserons que

- pour les moyennes inférieures ou égales à 10 individus par sous-échantillon, les distributions sont de Poisson ;
- pour les moyennes supérieures à 10, les résidus, après transformation racine cubique effectuée sur les comptages, sont distribués normalement autour de zéro avec une variance égale à 0,0486.

21-3 - Calcul de l'erreur statistique de comptage.

Les distributions étant normalisées, il est possible de déterminer les intervalles de confiance à un risque choisi. Ces intervalles sont de la forme $x \pm k\sigma$, où x est la variable transformée et σ^2 sa variance ; k est fourni par les tables de la loi normale. Puis, appliquant aux bornes de l'intervalle ainsi délimité la transformation inverse, on détermine un intervalle dans l'échelle des nombres non transformés. La transformation étant monotone croissante, les quantiles restent invariants. Il y a un biais sur la moyenne et le mode, mais par sur la médiane : c'est ce dernier paramètre central que nous retiendrons dans l'échelle des nombres non transformés.

Les intervalles indiqués dans les tableaux I et II ci-après se rapportent au risque 5%, c'est-à-dire qu'ils excluent 2,5% de valeurs trop fortes et 2,5% de valeurs trop faibles pour encadrer une valeur qui est une médiane (50% de chances d'être plus forte ou plus faible).

Pour les données inférieures à 10, on a normalisé par la transformation $\sqrt{N + 3/8}$. La nouvelle variance est égale à 0,25, donc l'écart-type à 0,5 ; un intervalle de confiance au seuil 5% est de la forme

$$(\sqrt{N + 3/8} \pm 1)$$

dans l'échelle des transformées, et dans celle des nombres initiaux :

$$\left[(\sqrt{N + 3/8} - 1)^2 - 3/8 \;\; ; \;\; (\sqrt{N + 3/8} + 1)^2 - 3/8\right]$$

Le tableau I donne ces intervalles pour des comptages compris entre 4 et 10 (la décimale est évidemment donnée à titre indicatif, et résulte de l'utili-

sation d'une distribution continue comme approximation).

TABLEAU I

comptages (N)	intervalles de confiance au risque 5%
4	0,8 - 9,2
5	1,4 - 10,7
6	1,9 - 12,1
7	2,6 - 13,5
8	3,2 - 14,8
9	3,8 - 16,0
10	4,6 - 17,4

Pour les données supérieures à 10, en appliquant la transformation racine cubique on trouve une variance de l'ordre de 0,0486, donc un écart-type de 0,22. L'intervalle de confiance au risque 5% sera de la forme :

$$(\sqrt[3]{N} \pm 0,44)$$

dans l'échelle des transformées, et dans l'échelle initiale :

$$\left[(\sqrt[3]{N} - 0,44)^3 \; ; \; (\sqrt[3]{N} + 0,44)^3\right]$$

Le tableau II donne ces intervalles pour des effectifs comptés compris entre 10 et 350 (page suivante).

On peut également construire un abaque donnant graphiquement l'intervalle de confiance à 5% pour toute valeur de N, en portant en abscisses les valeurs de N, et en ordonnées les valeurs des bornes supérieure et inférieure de l'intervalle (voir abaque hors-texte). L'ensemble des deux branches obtenues constitue une courbe d'allure parabolique (figure 25) ; on peut démontrer qu'elle est symétrique par rapport à la première diagonale, ce qui en facilite la construction (FRONTIER, 1972 b).

L'abaque permet en outre de déterminer l'erreur statistique <u>relative</u>. Il suffit de remarquer que, par raison d'homothétie, l'erreur relative est la même le long d'une droite passant par l'origine. A toute valeur K de l'erreur relative correspond une droite (D_k), de pente $1+K$, dont l'intersection avec la courbe fournit la valeur de N pour laquelle l'erreur relative (supérieure ou inférieure selon la branche rencontrée), au seuil 5%, est égale à K. Quelques valeurs d'erreurs relatives ont été portées le long de la courbe hors-texte.

Le figure 26 représente les variations, en fonction de N, des erreurs relatives au seuil 5%. On remarque que l'erreur supérieure est plus grande en valeur absolue que l'erreur inférieure. La courbe supérieure permet donc de déterminer l'effectif qu'il convient de dénombrer concrètement,

TABLEAU II

comptages (N)	intervalles de confiance au risque 5%	erreurs relatives x 100	
		inférieures	supérieures
10	5 - 17	50	74
20	12 - 31	42	57
30	19 - 45	37	49
40	27 - 58	34	44
50	34 - 70	32	40
60	42 - 82	30	37
70	50 - 95	29	35
80	58 - 107	28	34
90	66 - 119	27	32
100	74 - 131	26	31
110	82 - 143	25	30
120	91 - 155	25	29
130	99 - 167	24	28
140	107 - 179	23	28
150	116 - 190	23	27
160	124 - 202	22	26
170	133 - 214	22	26
180	141 - 226	22	26
190	150 - 237	21	25
200	158 - 249	21	25
210	166 - 260	21	24
220	175 - 272	20	24
230	184 - 284	20	23
240	192 - 294	20	23
250	201 - 305	20	22
260	210 - 317	19	22
270	218 - 329	19	22
280	227 - 340	19	21
290	236 - 352	19	21
300	244 - 363	19	21
310	254 - 375	18	21
320	262 - 386	18	21
330	271 - 397	18	20
340	280 - 409	18	20
350	289 - 420	17	20

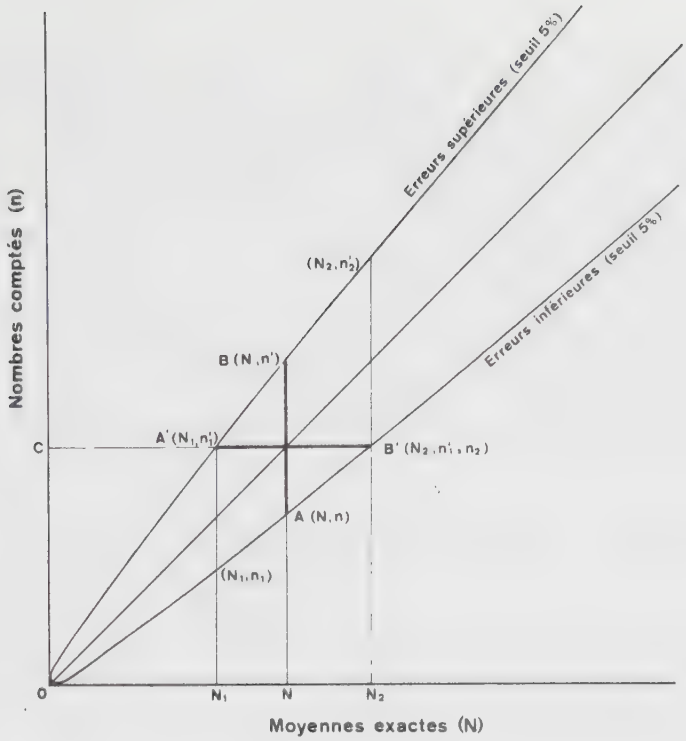


Figure 25 - Construction de l'abaque fournissant les valeurs des bornes supérieure et inférieure de l'intervalle de confiance (au risque 5%) en fonction de l'effectif dénombré dans une partie aliquote.
AB : intervalle de confiance pour une valeur exacte N ;
A'B' : intervalle d'estimation pour un comptage C (pris égal à N sur la figure).
(extrait de FRONTIER, 1972 b. Pour plus de détails sur cette construction, voir l'article et sa page d'errata)

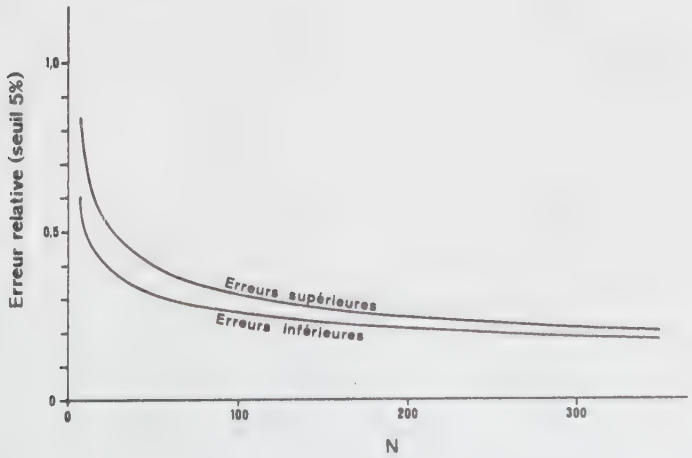


Figure 26 - Variations de l'erreur relative au niveau 5% en fonction de l'effectif compté dans une partie aliquote.
(extrait de FRONTIER, 1972 b)

dans une partie aliquote de récolte, pour obtenir une erreur relative au plus égale à K en valeur absolue. On constate que si, dans les petits nombres, l'erreur relative diminue très vite quand N augmente, la décroissance devient ensuite très lente : le dénombrement de 50 organismes assure une erreur d'au plus 40%, celui de 100 organismes une erreur d'au plus 31%, celui de 200 organismes une erreur d'au plus 25%, et il faudrait - à supposer que la loi pût être extrapolée - compter environ 2500 individus pour être assuré d'une erreur d'au plus 10%. Etant donnée l'hétérogénéité de la répartition du zooplancton à petite échelle spatiale, il semble que la précision de l'ordre de 30% obtenue en dénombrant une centaine d'individus dans une partie aliquote, et en ramenant le nombre trouvé à la récolte totale proportionnellement à la fraction qu'il a fallu examiner pour dénombrer ces 100 individus, suffise largement à caractériser l'échantillon.

2-2 - Cotations d'abondance (FRONTIER, 1969). Une caractérisation approximative de l'abondance a été mise au point dans le but d'obtenir rapidement la physionomie d'un peuplement.

Lors d'une première série d'observations, les groupes zoologiques avaient été caractérisés dans chaque récolte par une qualification d'abondance comprenant sept termes (très rares, rares...., très nombreux, constituants fondamentaux de la récolte), et correspondant à une appréciation très intuitive.

Ultérieurement, une série de comptages relativement précis effectués sur une centaine d'échantillons planctoniques permit de constater que la progression qualitative employée coincidait sensiblement avec une progression géométrique de raison 4,3 dans l'échelle des effectifs comptés. Cette coincidence traduit sans doute un coefficient personnel de la perception intuitive des abondances ; la progression géométrique de raison 4,3 a cependant été retenue pour établir une cotation d'abondance comprenant les termes suivants :

TABLEAU III

cotes	effectifs comptés (*)	cotes intermédiaires	effectifs comptés
0	0		
1	1 à 3	1,5	3 ou 4
2	4 à 17	2,5	environ 18
3	18 à 80	3,5	- 80
4	80 à 350	4,5	- 350
5	350 à 1500	5,5	- 1500
6	1500 à 6500	6,5	- 6500
7	6500 à 27000	7,5	- 27000
8	27000 à 120000	8,5	- 120000
9	120000 à 500000	9,5	- 500000
10	500000 à 2000000		

(*) Des valeurs plus justes seraient ; 1 - 4,3 - 18,5 - 79,5 - 342 - 1470 - 6321 - 27180 - 116680 - 502600 - 2061000.

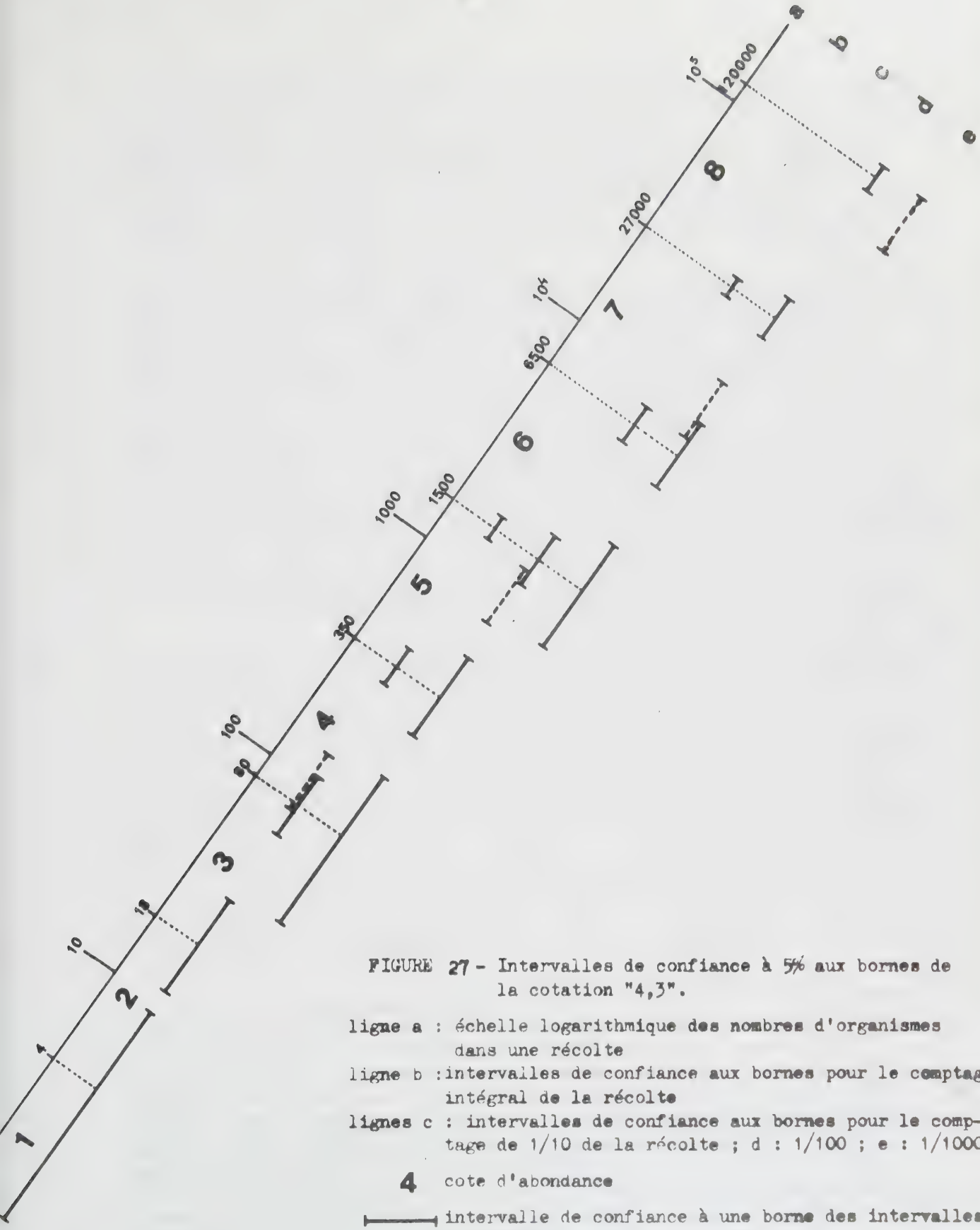


FIGURE 27 - Intervalles de confiance à 5% aux bornes de la cotation "4,3".

ligne a : échelle logarithmique des nombres d'organismes dans une récolte

ligne b : intervalles de confiance aux bornes pour le comptage intégral de la récolte

lignes c : intervalles de confiance aux bornes pour le comptage de 1/10 de la récolte ; d : 1/100 ; e : 1/1000

4 cote d'abondance

|——| intervalle de confiance à une borne des intervalles de classe

|------| intervalle de confiance pour 100 organismes réellement comptés

L'expérience montre que la classe d'abondance à laquelle appartient une catégorie d'organismes dans une récolte est aisée à déterminer. La méthode précise importe peu. On peut par exemple compter, sans s'attacher à une grande précision, une partie aliquote de la récolte ; on se rend compte très rapidement si un effectif est compris, par exemple, entre 80 et 350 (classe 4) ou entre 350 et 1500 (classe 5). Le doute ne s'établit que lorsque l'effectif réel est voisin de 350 ; on adopte alors la "cote intermédiaire" 4,5 (partie droite du Tableau III).

On peut calculer plus précisément les intervalles de confiance aux bornes des intervalles de classes à partir des résultats du paragraphe précédent, et selon que l'échantillon examiné est la récolte totale ou une fraction aliquote. La figure 27 représente ces intervalles au risque 5%, sur échelle logarithmique, pour le comptage de la récolte entière, ou d'un dixième, ou d'un centième. On voit que, mis à part le cas de très faibles effectifs dénombrés, l'amplitude de l'intervalle de confiance reste bien inférieur à celle de l'intervalle de classe. Pour 100 individus dénombrés l'erreur relative est comprise (quelle que soit la fraction aliquote) entre -26% et +31%, c'est à dire que l'amplitude de l'intervalle de confiance est, en échelle logarithmique, environ 2,4 fois plus faible que celle de l'intervalle de classes. Compte tenu de la convention relative au voisinage des bornes (cotes intermédiaires), on peut considérer que la cote d'abondance est déterminées <u>pratiquement sans erreur</u> (sauf pour les très petites abondances).

Les résultats représentés aux figures 28 et 29 justifient <u>a posteriori</u> la méthode. La première comprend deux graphiques de variations d'abondance obtenus en une station néritique, occupée deux fois par mois pendant un an. Les résultats de comptages sont représentés en trait interrompu, les cotes d'abondance en trait plein : la coïncidence est manifeste. On peut affirmer qu'à cette échelle de perception, les comptages précis n'apportent aucune information supplémentaire utilisable par rapport aux cotations. La figure 29 montre que les cotes d'abondance peuvent être cartographiées et fournir des répartitions significatives : on observe qu'une espèce évite la proximité immédiate de la côte, alors que l'autre est au contraire très littorale.

Enfin, nous avons récemment constaté (FRONTIER et IBANEZ, sous presse) qu'une analyse factorielle réalisée sur un ensemble de cotes d'abondance donne des résultats extrêmement voisins - du moins pour les premiers axes extraits - de ceux obtenus à partir de comptages précis.

2-3 - <u>Mesure du poids sec</u> (PETIT et FRONTIER, 1971). La biomasse d'un échantillon de plancton est défini par LOVEGROVE (1966) comme le poids de matière organique particulaire, coquilles calcaires incluses, après filtration, lavage à l'eau distillée, et léger séchage sur papier filtre. Il s'agit donc d'une notion définie par un protocole opératoire, supposé reproductible. Cependant un première difficulté apparaît, tenant à l'<u>impossibilité d'extraire toute l'eau interstitielle de l'échantillon, et rien que cette eau</u>. En effet, les différents types de séchage préconisés dans la littérature, s'ils sont suffisamment poussés pour que l'on pense avoir éliminé toute l'eau d'imbibition de l'échantillon, ne garantissent pas l'intégrité des organismes : ceux-ci commencent à perdre de l'eau intérieure avant l'élimination complète de l'eau interstitielle.

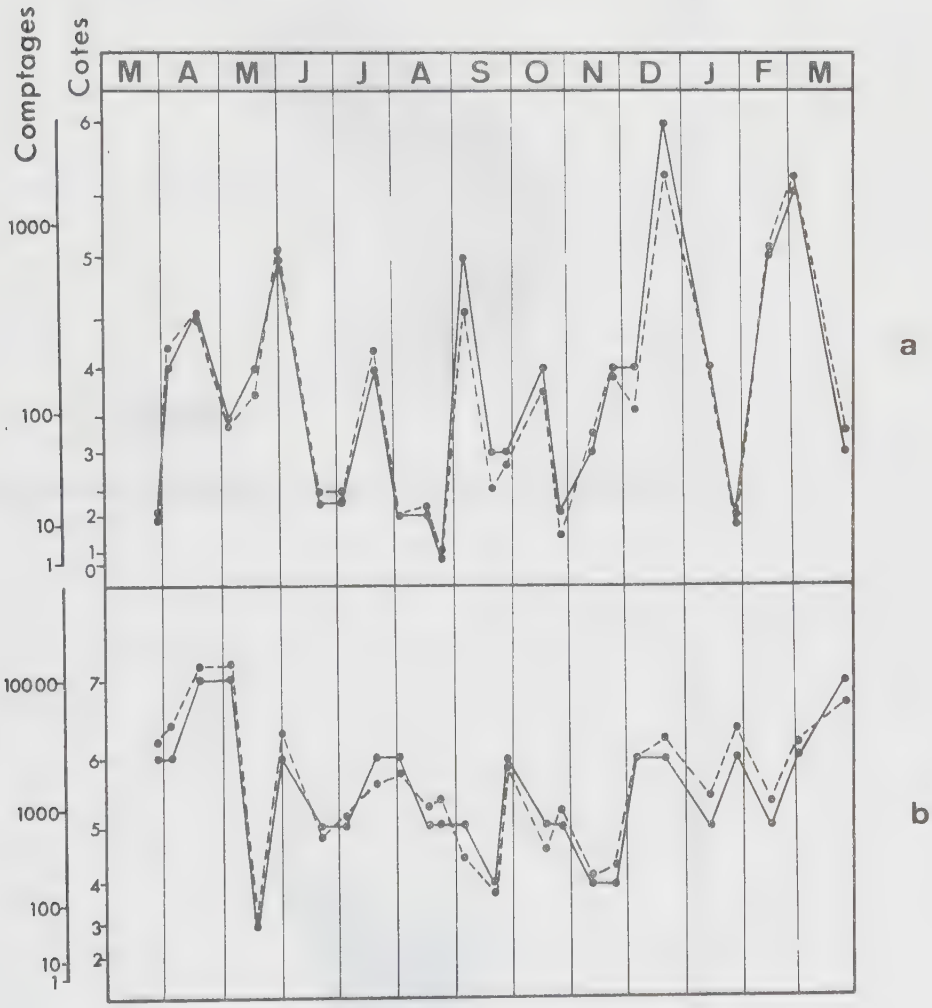


Figure 28 - Comparaison de graphiques annuels obtenus à partir de comptages précis (trait interrompu) et de cotations d'abondance (trait plein).
a : Ptéropodes ; b : Chaetognathes ; Nosy Be, station 10, mars 1963 à mars 1964.
(extrait de FRONTIER, 1966c)

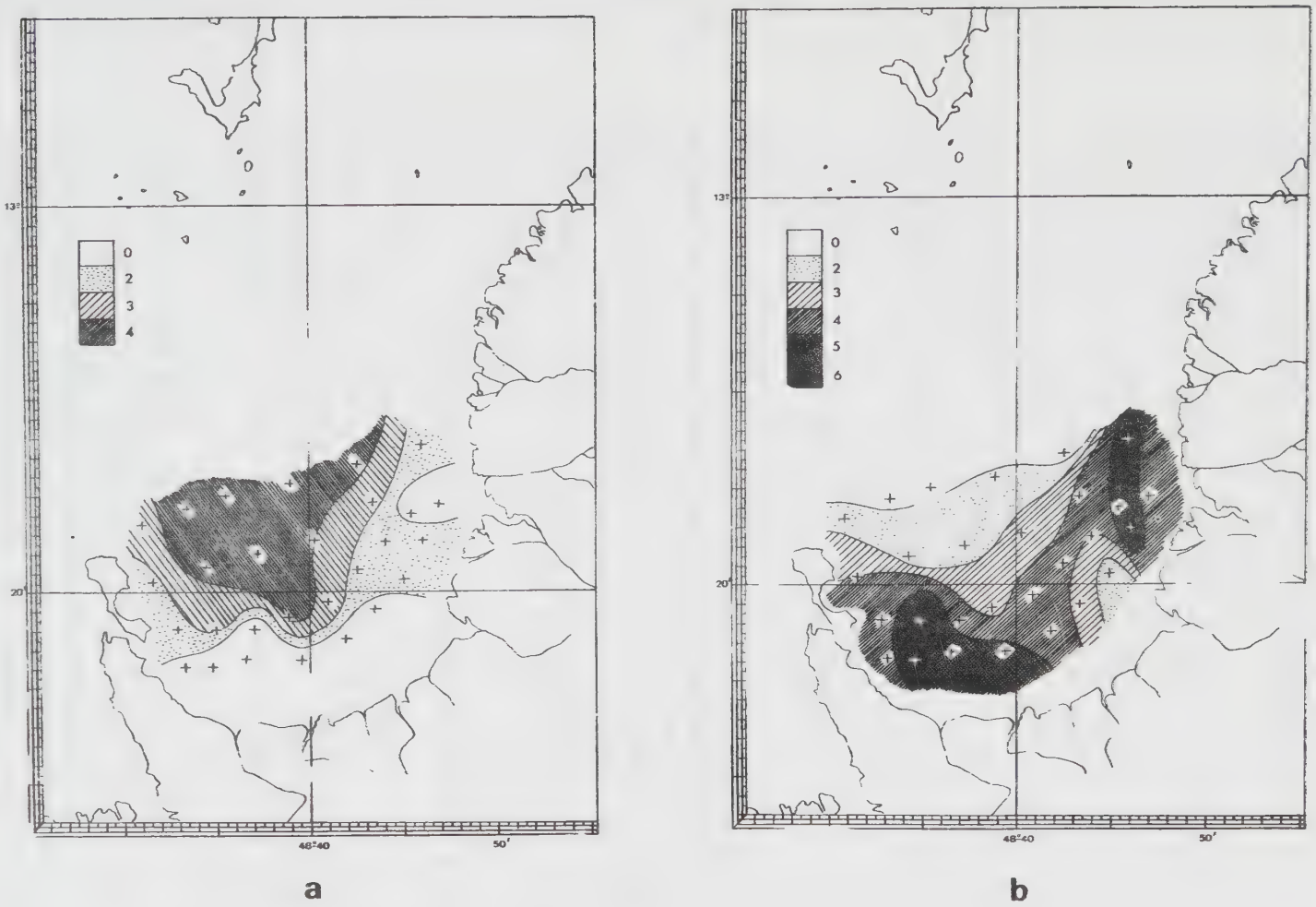


FIGURE 29 - Cartes de répartition de deux catégories d'organismes en baie d'Ambaro, obtenues au moyen des cotes d'abondance. a : Calycophores ; b : Penilia avirostris (Cladocère).
(extrait de FRONTIER, 1969)

Cette difficulté, jointe à la grande variabilité de la teneur en eau des organismes planctoniques (voir par exemple LOVEGROVE, 1966, tableau 23), conduit à accorder une importance réduite, du point de vue trophique, au poids frais des échantillons planctoniques : il paraît bien plus justifié de s'intéresser au poids sec. Mais il apparaît alors une deuxième difficulté, très analogue de la première : l'impossibilité d'extraire toute l'eau des tissus et rien que l'eau. La procédure employée influe sur les résultats, et toute technique, si elle est suffisamment poussée, aboutit à une perte d'éléments organiques avant que soit éliminée la totalité de l'eau. Rigoureusement parlant, le problème est insoluble (VOTH, 1952) : en biochimie, les "teneurs en matière sèche" des organismes sont toujours définies par rapport à un protocole rigoureux d'extraction des corps volatils.

D'autres causes d'erreur altèrent encore les résultats. Des changements de composition se produisent au cours du stockage de la récolte dans le liquide fixateur (AHLSTROM et THRAIKILL, 1963) ; ces modifications dépendent des types d'organismes, et ne peuvent être exactement prévues pour un échantillon de plancton total. Quant à la conservation de l'échantillon par congélation, il provoque l'éclatement des cellules, et la perte de matériaux au cours du réchauffement ; seule la lyophilisation paraît être à l'abri de toute critique, mais elle exige des manipulations et un équipement importants qui la rendent peu apte à être utilisée en routine.

Enfin, une source d'erreur propre au plancton marin est la présence de sels en solution dans l'eau de mer imprégnant l'échantillon filtré. Ces sels se déposent au moment de la dessication, et le poids de matière organique sèche s'en trouve surestimé. Le palliatif habituel consiste à rincer l'échantillon à l'eau douce au cours de la filtration ; mais on connaît la sensibilité des membranes organiques aux variations de pression osmotique : il paraît dès lors difficile de réaliser un rinçage éliminant la totalité de l'eau interstitielle salée, sans perte de matière pour les organismes.

Ces diverses considérations nous ont amené à mettre au point le protocole opératoire suivant :

A - L'échantillon de plancton est filtré sous pompe à vide aussitôt récolté (sans fixation) sur un filtre de nylon - matériau très peu hygroscopique - préalablement séché par séjour de 24 heures en étuve à 70ºC et pesé. La filtration ne doit durer que quelques minutes. L'échantillon est rincé au cours de la filtration avec de l'eau de mer de surface, dont on note la salinité.

B - Le filtre est placé dans un flacon de Sendtner à fermeture émeri, et stocké à une température de 0 à 4ºC jusqu'à l'arrivée au laboratoire.

C - Le flacon est alors laissé quelques heures à la température ambiante, puis pesé avec filtre et plancton ("poids humide brut"), placé ensuite ouvert pendant 24 heures en étuve à 70ºC avec circulation d'air, enfin placé 24 heures dans un dessicateur à silicagel à la température de la salle des balances. Puis il est à nouveau pesé ("poids sec brut").

D - La différence entre le "poids humide brut" et le "poids sec brut" est supposé représenter la perte d'eau. De la quantité d'eau perdue on déduit, en se reportant à la salinité qui a été notée au moment du rinçage, la quantité de sel que l'on suppose s'être déposée.

L'eau éliminée par séchage est à la fois l'eau interstitielle et l'eau des organismes. Si l'on admet que la teneur en sels minéraux de l'eau du milieu intérieur et de l'eau tissulaire des organismes planctoniques est voisine de celle de l'eau de mer (ce qui n'est qu'une approximation, car une partie de la pression osmotique de l'eau intérieure est due aux substances organiques dissoutes), on obtient par différence entre le "poids sec brut" et la quantité de sel calculée une quantité dite "poids sec sans sel" que l'on assimile au poids de matière organique sèche. On a ainsi défini un poids sec en évitant les opérations qui altèrent le plus la composition des organismes, et en particulier le rinçage par un liquide hypotonique.

Nous n'avons trouvé dans la littérature aucune donnée sur la composition du milieu intérieur et du milieu tissulaire des organismes planctoniques, qui nous eussent permis d'estimer l'erreur commise en assimilant le dépôt de substances solubles à un dépôt de sel marin. Des travaux relativements anciens (BOTAZZI, 1897 ; FREDERICQ, 1904, 1911 ; DUVAL, 1925) se rapportant à des Invertébrés marins benthiques, établissent que la composition du milieu intérieur est très voisine de celle de l'eau de mer et pauvre en matières organiques dissoutes. Par contre, le "liquide tissulaire", isotonique à l'eau de mer, ne renferme que 1 à 4% de sels minéraux, le reste de la pression osmotique étant assuré par des molécules organiques. Si l'on admet une teneur en eau totale des organismes de l'ordre de 80 à 85%, on constate d'après nos mesures que l'eau interstitielle constitue les deux tiers environ de l'eau totale élimitée, le dernier tiers représentant l'eau des organismes. L'erreur commise risque donc de ne pas être négligeable. Toutefois, on peut considérer que la méthode tire sa validité de sa définition rigoureuse, et de la réduction des manipulations risquant d'altérer les organismes. Elle semble reproductible, bien que l'on se sache pas très exactement ce que mesure le "poids sec sans sel" ; les résultats seront considérés comme comparables entre eux, et pouvant servir à la mesure des variations de la biomasse zooplanctonique (*).

Les pesées sont réalisées avec une précision de 0,1 mg, à l'aide d'une balance Mettler. Les valeurs obtenues sont ramenées au mètre cube d'eau de mer filtrée, ce volume étant connu avec une précision de l'ordre de 10% (cf. ci-dessus). Les manipulations pouvant entraîner des erreurs par perte de matière, nous avons retenu une précision de l'ordre de 1 mg sur le poids sec de l'échantillon total, et de 0,1 mg sur la valeur ramenée à 1 m^3.

(*) CUSHING et al. (1958) affirment que pour le zooplancton le poids de matière organique sèche est très peu différente du poids de plancton sec, ce qui semble impliquer que la quantité de sels dissous dans l'eau des organismes est très faible. Cependant on peut se demander dans quelle mesure la technique utilisée, qui inclut un rinçage à l'eau douce, n'a pas éliminé au préalable la plus grande partie des électrolytes...

3 - TRAITEMENT DES DONNEES.

3-1 - Echelle graphique utilisée pour la représentation des abondances. Il s'agit du choix d'une métrique pour la mesure des abondances. Ce choix ne recevra sa pleine justification que dans la quatrième partie de ce travail ("Etude statistique de la dispersion du zooplancton"). Nous n'en donnerons pour l'instant qu'une interprétation empirique.

Les abondances planctoniques sont souvent représentées en échelle logarithmique. Cette méthode, consistant à donner autant d'importance à une variations de 1 à 10 qu'à une variation de 10 à 100 ou de 100 à 1000, est parfois justifiée par l'assertion selon laquelle les réponses biologiques sont exponentielles par rapport aux variations ambiantes qui les ont suscitées ; si l'on représente ces dernières en échelle linéaire, c'est le logarithme des grandeurs biologiques que l'on devra considérer (cf. par exemple CASSIE, 1962).

Cependant, on constate presque toujours dans les études planctologiques que la transformation logarithmique surcorrige l'effet d'échelle. Il est peu justifié, compte tenu des caractères de la variabilité rencontrée dans le plancton, d'accorder une égale importance à une variation de 1 à 10, qui peut très bien être fortuite, et à une variation de 100 à 1000, qui a beaucoup plus de chances d'être significative. On constate en fait fréquemment, sur les graphiques ou les cartes établies en échelle logarithmique, un tassement exagéré des fortes valeurs, atténuant les variations, et au contraire une exagération des fluctuations aléatoires dans le domaine des petits nombres.

Nous diminuons ces inconvénients en adoptant l'échelle "$\log^2$" , c'est à dire en élevant le logarithme au carré. En multipliant un nombre par lui-même, on l'augmente d'autant plus qu'il est déjà plus grand, et inversement ; les plus fortes valeurs logarithmiques seront donc plus nettement séparées, et les faibles valeurs au contraire rapprochées les unes des autres. La figure 30 illustre, sur un graphique annuel, l'effet de la transformation $\log^2$ par rapport à la transformation log.

Nous établirons dans la quatrième partie de ce travail que la transformation $\log^2$ a un effet intermédiaire entre ceux des transformations racine carrée (utilisée pour normaliser les distributions de Poisson) et log. Plus précisément, la transformation $\log^2$ s'identifie avec la transformation racine carrée pour les petits nombres (pour lesquels la loi de Poisson est sensiblement vérifiée), et avec la transformation logarithme pour les grands nombres, le passage de la première situation à la seconde étant progressif. Il semble que cette loi coincide approximativement avec la loi statistique de dispersion de particules dans une phase liquide en état de mélange turbulent, de sorte que la transformation $\log^2$, bien qu'empirique à l'origine, n'apparaît pas arbitraire.

Si l'on utilise la cotation d'abondance définie au § 2-2, les valeurs des bornes étant des logarithmes de base 4,3, et les cotes coincidant avec les valeurs des bornes supérieures de classes, on se référera à la transformation $\log^2$ en portant, sur les graphiques d'abondance, le carré des cotes (c'est ce qui a été réalisé sur la figure 28).

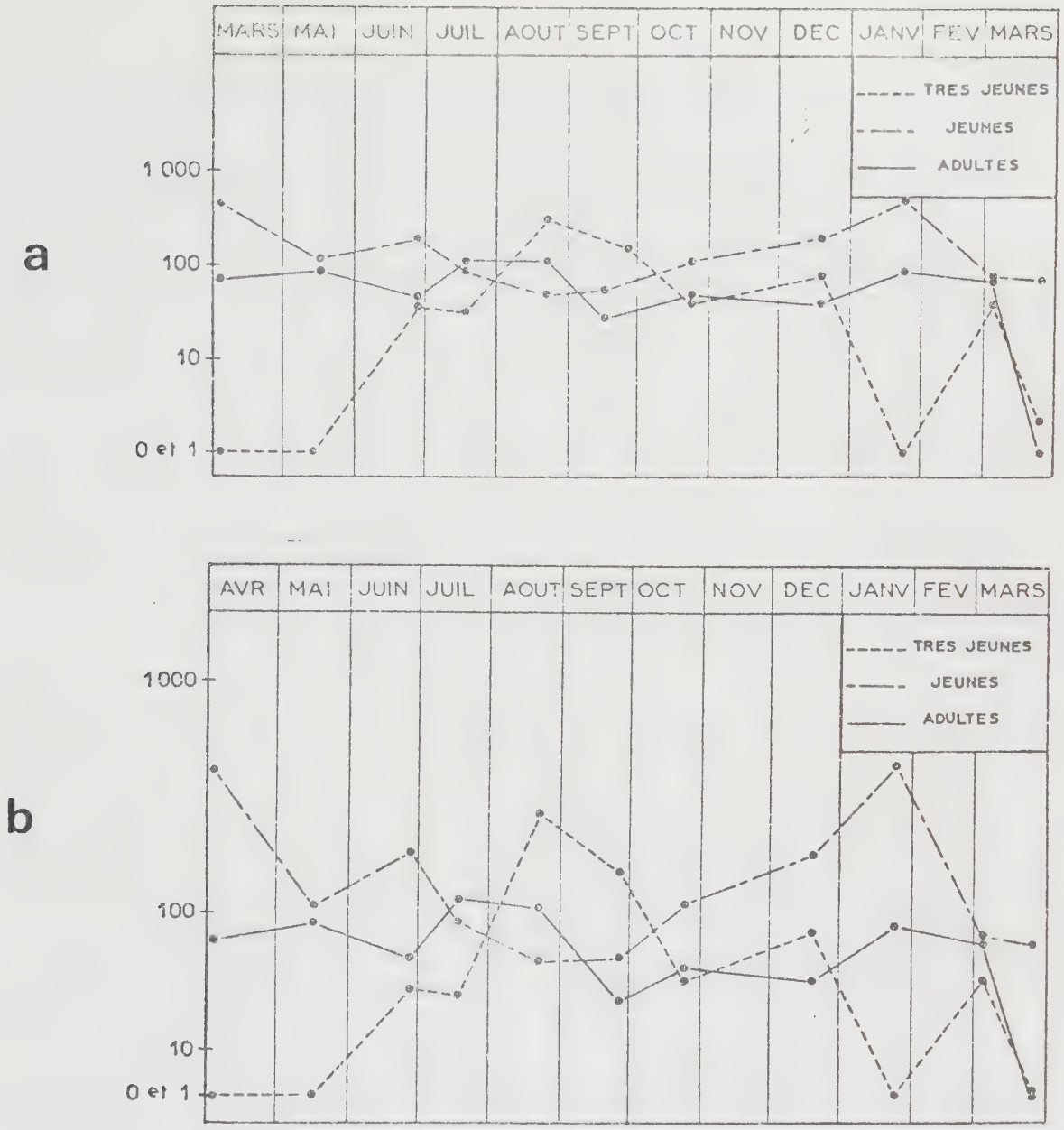


FIGURE 30 - Graphique annuel des variations d'abondance de Limacina inflata (Ptéropode) à la station 5, immersion 2 m, d'avril 1963 à mars 1964. a : échelle log ; b : échelle $\log^2$.
(extrait de FRONTIER, 1966c)

3-2-Evaluation de la quantité totale d'organismes dans un secteur délimité (FRONTIER, 1973 b). Lors de l'étude approfondie d'une baie de 800 km² (voir § 1-E ci-dessus), un quadrillages de 44 stations espacées de 1 à 5 milles a été réalisée 20 fois en un peu plus d'un an (carte figure 22). En chaque station était réalisé un trait oblique fond-surface à l'aide d'un filet "Clarke-Bumpus" de 30 cm de diamètre d'ouverture, maille 180 µm (§ 1-5º ci-dessus). Le but était double : d'une part obtenir une cartographie de la répartition à l'échelle de la baie des divers organismes dénombrés ; d'autre part estimer l'effectif total, pour l'ensemble de la baie, des différentes catégories et en décrire les variations au cours de l'année.

Des études préalables avaient permis de constater un intense gradient côte-large, ainsi que de fortes variations saisonnières d'abondance. Cependant les résultats obtenus en quelques stations isolées traduisaient, outre ces tendances générales, une importante variation résiduelle, reflet de la sur-dispersion des organismes. Il a paru intéressant de mettre au point une méthode susceptible d'intégrer la variabilité horizontale, à l'échelle de la baie. Nous avons arrêté le protocole opératoire suivant :

Une première étape consiste à réaliser à partir des données recueillie aux 44 stations, pour chaque quadrillage et chaque catégorie zoologique étudiée, une cartographie de l'abondance. On admet au départ une hypothèse de continuité : une certaine abondance planctonique constatée en un point fournit une présomption d'abondance peu différente en un point voisin. Il est alors possible de faire passer à travers le quadrillage un réseau d'isoplèthes ; ces dernières relient, de la façon la moins heurtée possible, des points d'égale abondance présumée obtenus par interpolation entre les points observés. Il se pose dès lors un choix de progression numérique définissant l'ensemble d'isoplèthes, et un choix de méthode d'interpolation.

Une étude statistique de la microdispersion du zooplancton dans la même région (Quatrième partie de ce mémoire) suggère l'existence de lois statistiques largement indépendantes du groupe zoologique (puisque probablement liées au phénomène physique de dispersion dans une phase turbulente), et conduisant à adopter la métrique "$\log^2$", ainsi qu'il a été exposé au paragraphe précédent. Les données transformées sont supposées se distribuer normalement, avec une variance indépendante de la moyenne et restant de l'ordre de 0,7026, dans des séries d'épreuves répétées en un même point : la variabilité ainsi décrite représente la variabilité résiduelle à laquelle il conviendra de comparer les variations observées entre stations.

La technique graphique se fondera sur cette variabilité "de référence" les interpolations seront linéaires après transformation $\log^2$; les isoplèthes seront choisies sur la base d'un intervalle constant, d'amplitude $2 \times 1{,}96\,\sigma \# 3{,}29$ dans l'échelle des transformées, d'où la progression suivante dans les nombres non transformés :

1	11500	540000
64	27000	1050000
365	62500	1900000
1400	135000	3450000
4200	275000	etc.

Cette progression diffère de celle proposée plus haut (progression géométrique de raison 4,3 : § 2-2). Cette dernière, choisie dans l'optique d'une analyse rapide des échantillons, correspondait à une échelle intuitive, logarithmique, d'appréciation des abondances. Le problème est différent ici puisque nous tentons de nous référer à la variabilité réelle dans le milieu naturel.

Les nombres traités sont des effectifs ramenés à un même volume d'eau. Les effectifs par unité de surface marine sont en effet soumis, dans la province néritique, à une variabilité supplémentaire : celle provenant de l'épaisseur de la couche d'eau en chaque station. Il est d'ailleurs conforme à la notion de plancton de caractériser une masse d'eau par une densité d'organismes planctoniques. Le calcul de cette densité à partir de l'effectif constaté et du volume d'eau filtrée est évidemment effectué avant transformation, puisque la variable non transformée est la seule additive. Il est essentiel de ne comparer entre elles que des récoltes provenant de la filtration de volumes d'eau du même ordre de grandeur, et de ramener les nombres à un volume d'eau constant, lui aussi du même ordre de grandeur. Nous verrons en effet dans la Quatrième partie que les caractères de la variabilité, donc l'effet de la transformation, varient en fonction de l'ordre de grandeur des effectifs concrets. Dans notre cas, le volume filtré lors d'une récolte variait entre 5 et 20 m^3, et nous avons ramené les effectifs à 10 m^3.

La cartographie effectuée, on cherchera une estimation du nombre total d'organismes dans la baie. Une moyenne sur les 44 résultats d'observation ignore toute l'information fournie par la répartition spatiale, et de plus est entachée d'un biais du fait que, suite à des études préalables, la partie est (plus hétérogène dans son peuplement) comporte un réseau de stations plus dense que la partie ouest, et les stations sont plus serrées près de la côte qu'au large. Nous préférons donc évaluer le peuplement de la baie par planimétrie après cartographie de l'abondance ; cette technique intègre la microrépartition horizontale, et l'estimation finale tient compte de l'information contenue dans la contagion spatiale.

Nous procédons de la façon suivante. L'intersection du réseau d'isobathes et du réseau d'isoplèthes délimite un certain nombre de contours fermés, à l'intérieur de chacun desquels on peut déterminer une valeur centrale de la profondeur et une valeur centrale de la densité d'organismes. On s'en tiendra aux approximations les plus simples de ces deux valeurs centrales en choisissant pour chaque intervalle la moyenne arithmétique des bornes (dans l'échelle des transformées pour les densités planctoniques). Le produit de la profondeur centrale, par l'abondance centrale (exprimée cette fois dans l'échelle non transformée) et par la surface intérieure au contour mesurée au planimètre, fournit une estimation du nombre total d'organismes sous la surface délimitée par le contour - à un facteur près, dépendant de l'échelle de la carte). La somme obtenue pour les différents contours partitionant la carte est l'estimation cherchée.

L'aire considérée est délimitée par le zéro des cartes françaises (niveau des plus basses mers de vive-eau), et par une ligne brisée fixée une fois pour toutes au nord de la baie. Les isobathes sont également fournies par la carte marine, donc correspondent aussi aux plus basses mers, de sorte que la quantité totale de plancton calculée se rapporte au volume

d'eau minimum contenu par la baie. Elle est ainsi sous-estimée en général, mais les résultats obtenus aux différentes dates sont rendus indépendants de la hauteur d'eau moyenne pendant le temps du quadrillage, et peuvent être comparés entre eux.

En joignant les points obtenus aux différentes dates, on obtient l'allure du cycle annuel d'abondance de la catégorie zoologique pour la baie prise dans son ensemble. Il apparaît, comme il fallait s'y attendre, des graphiques beaucoup plus lisses que ceux obtenus de la façon classique, c'est-à-dire à partir de stations isolées.

Des irrégularités importantes peuvent néanmoins subsister dans le cas des organismes rares, l'erreur d'échantillonnage étant grande ; mais il semble dans la plupart des cas possible de distinguer sans ambiguïté la variation phénoménologique de la variation aléatoire.

Il reste que chaque estimation est entachée d'une erreur tenant à l'incertitude sur le tracé des isobathes et surtout des isoplèthes (erreurs difficiles à apprécier) et tenant au choix des valeurs centrales de profondeurs et de densités planctoniques. En particulier, l'isoplèthe "1" est certainement toujours mal placée car elle résulte d'interpolations entre une station montrant une certaine abondance, et une station déjà située dans la zone d'absence. On constate, de fait, que la cartographie de la classe "zéro" donne lieu le plus souvent à la délimitation d'aires étroites et peu vraisemblables, nettement sous-estimées. Toutefois l'erreur porte sur les plus petits effectifs : elle est donc faible en valeur relative, sauf dans le cas d'espèces rares sur un quadrillage entier, et dont l'abondance doit être considérée comme très mal évaluée par la méthode.

Signalons enfin que l'adoption, comme valeur commune d'abondance entre deux isoplèthes consécutives, du centre de l'intervalle d'abondance dans l'échelle $\log^2$, entraîne un biais. En effet, cette valeur centrale est une estimation de la moyenne des valeurs transformées, donc de la médiane des valeurs non transformées (les quantiles sont en effet invariants dans une transformation monotone non linéaire, alors que la moyenne et le mode ne le sont pas). Or en toute rigueur c'est la moyenne des valeurs non transformées qu'il eût fallu employer pour le calcul des quantités totales, car la variable initiale est la seule additive lors de la réunion des volumes d'eau.

Ce biais n'a pas été calculé. Toutefois, on peut se rendre compte empiriquement qu'il est petit. La figure 31 donne, à titre d'exemple, les moyennes obtenues à partir des valeurs transformées (abscisses) et non transformées (ordonnées), sur un certain nombre de plages délimitées par deux isoplèthes : on constate que la moyenne des transformées sous-estime légèrement la moyenne vraie. Nous n'avons pas tenu compte de cette erreur systématique, estimant qu'elle était certainement insignifiante par rapport à l'incertitude sur les isolignes.

Le quadrillage de la baie d'Ambaro était réalisé en deux jours : précisément, de 07 à 17 h le premier jour et de 07 à 12 h le lendemain.

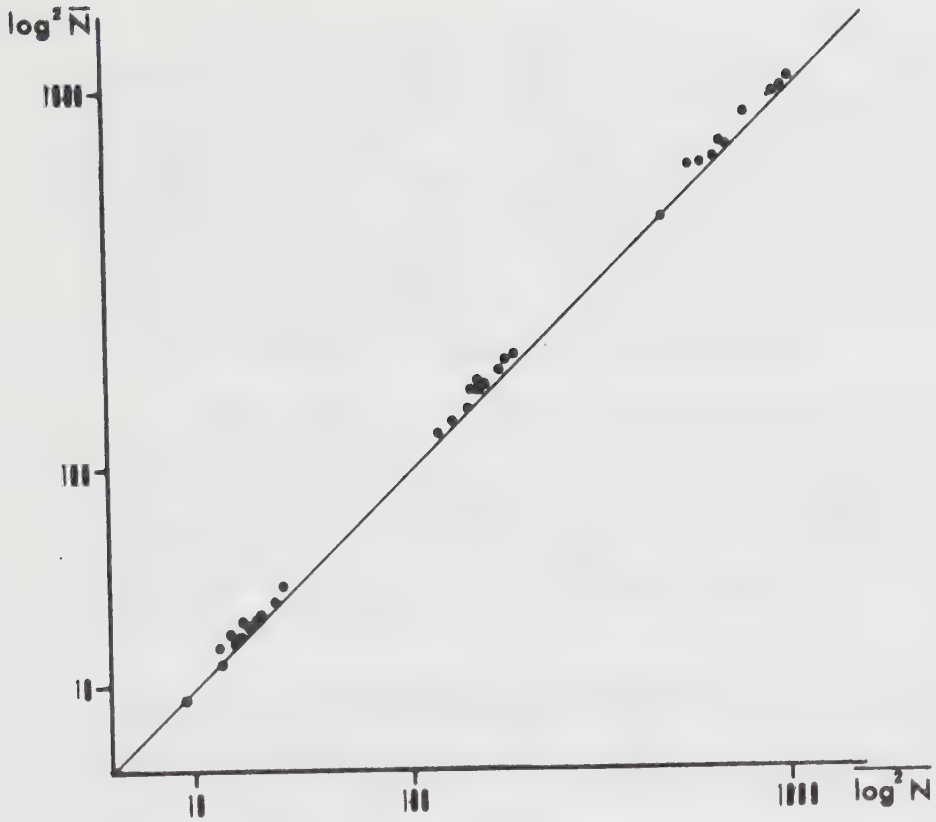


Figure 31 - Comparaison des moyennes obtenues, sur des plages comprises entre deux isoplèthes, à partir des valeurs transformées (abscisses : $\log^2\overline{N}$) et des valeurs non transformées (ordonnées : $\overline{\log^2 N}$) : la transformation introduit un biais peu considérable.

L'intervalle de temps semble a priori suffisant pour que la répartition spatiale du plancton subisse des modifications décelables. On doit considérer que la méthode cartographique intègre des variations à la fois spatiales et temporelles : toutefois il n'est jamais apparu, lors de l'établissement des cartes, de discontinuité pouvant être rapportée au changement de date entre le début et la fin du quadrillage.

Il paraît difficile, dans l'état actuel, d'établir un calcul d'erreur ayant une valeur générale. L'allure des graphiques représentant les variations dans le temps des quantités totales calculées suggère un ordre de grandeur des résidus aléatoires, si l'on suppose que ces derniers rendent compte des irrégularités altérant, sans les masquer, les variations à signification écologique évidente. Ces irrégularités proviennent sans doute de l'échantillonnage et de la méthode de traitement, mais aussi des variations "aléatoires" du peuplement de la baie, en l'occurence : 1º) des variations réelles à court terme des peuplements vivants ; 2º) des mouvements d'eau à travers la limite, arbitraire, assignée à la zone étudiée.

Nous donnons à la figure 32 un exemple de construction de carte d'abondance, et à la figure 33 le graphique annuel des quantités totales calculées pour Creseis acicula, espèce très abondante, et pour Pneumodermopsis sp., espèce plus rare prédatrice de la précédente. L'ordre de grandeur des nombres représentés est tel que l'effet de la transformation $\log^2$ ne diffère pas de celui de la transformation log, de sorte que nous avons adopté l'échelle logarithmique.

3-3 - Analyse des multivariables. Il s'agit d'un travail en cours d'exécution, dont nous exposerons l'état actuel d'avancement dans la quatrième. partie de ce mémoire. Dans l'état actuel, l'exposé des résultats provisoires ne peut être disjoint de la discussion méthodologique, et nous traiterons des deux aspects simultanément.

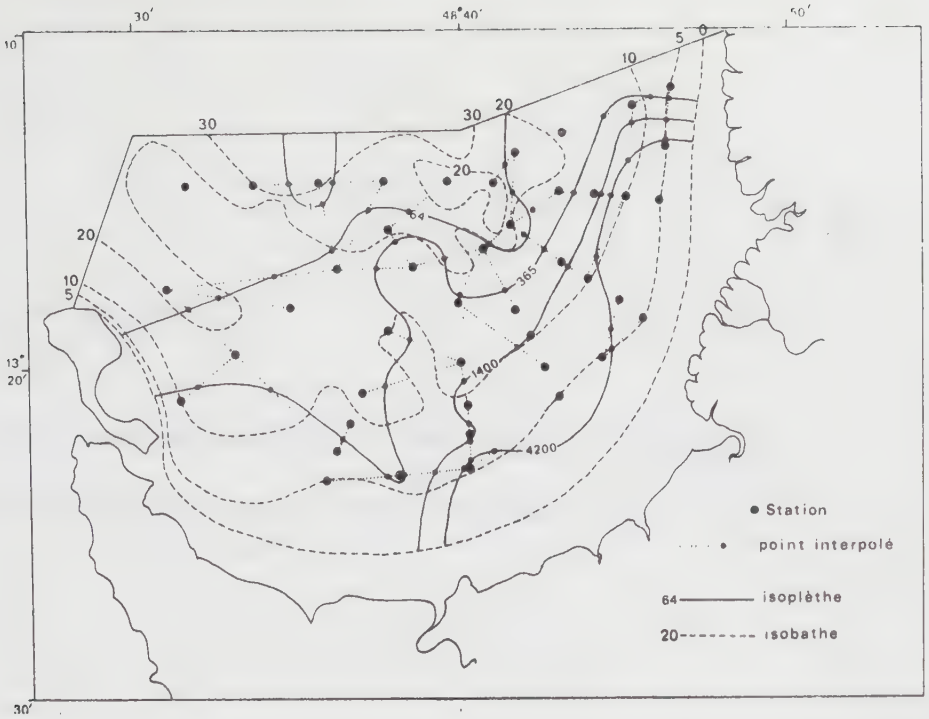


FIGURE 32 - Exemple de construction d'une carte d'abondance (extrait de FRONTIER, 1973 b)

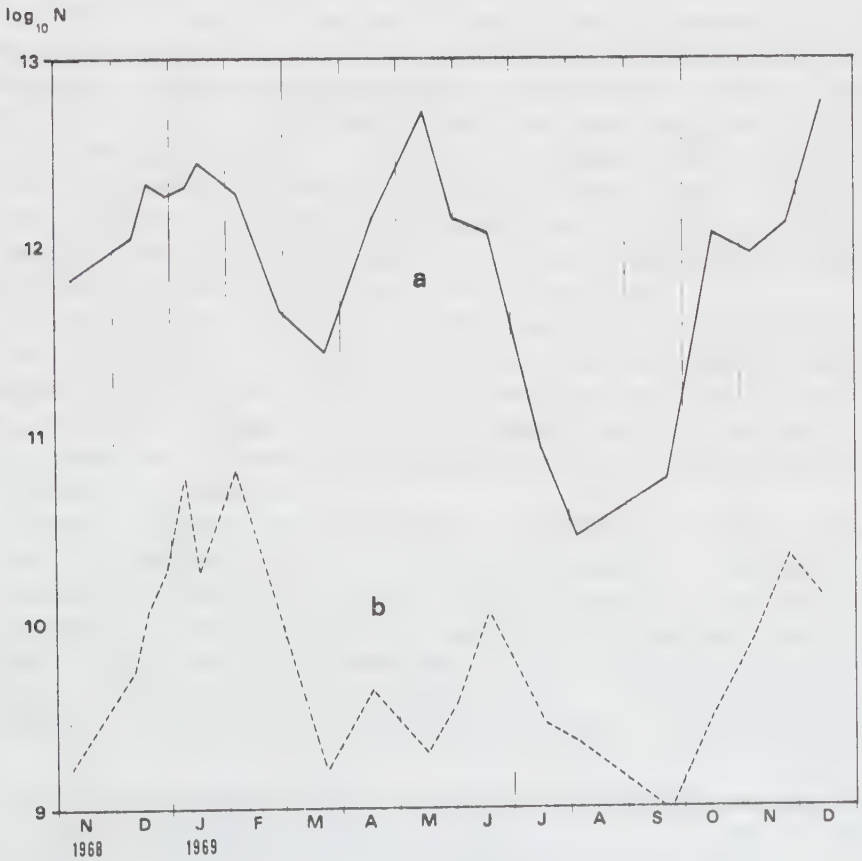


FIGURE 33 - Variations saisonnières de l'effectif total dans la baie d'Ambaro (évaluation par planimétrie : voir texte) de Creseis acicula (a) et Pneumodermopsis sp. (b) (extrait de FRONTIER, 1973 b)

Troisième partie :

Peuplement zooplanctonique des eaux néritiques et proche-océaniques de la région de Nosy Bé.

Le peuplement zooplanctonique de la région de Nosy Be a été suivi, pendant la période étudiée (1963-72), suivant deux types de précision :

- Par le moyen de comptages, pour un petit nombre de groupes zoologiques, avec distinction des espèces et éventuellement des formes et stades de développement. Nous nous proposions initialement de nous en tenir à un seul groupe, et avions choisi les Mollusques planctoniques (Hétéropodes et Ptéropodes). Mais il est vite apparu que la plupart des espèces étaient océaniques et présentes seulement occasionnellement sur le plateau continental. La province néritique constituant notre centre d'intérêt, nous avons donc été conduit à considérer dans le détail quelques taxons supplémentaires appartenant aux Cladocères, Euphausiacés, Hypériens.
- Par le moyen d'approximations d'abondance ("cotations" : voir Deuxième Partie, § 2-2), appliquées à des groupes considérés dans leur ensemble : Hydroméduses, Calycophores, Cténaires, Chaetognathes, Annélides, Ostracodes, Copépodes, Mysidacés, Cumacés, larves de Décapodes Brachyoures, Anomoures, Natantia, larves de Stomatopodes, Lucifer, Appendiculaires, Salpes, Doliioles, larves et oeufs de Poissons.

Enfin nous avons utilisé, afin d'édifier une synthèse, les résultats publiés par les chercheurs ayant travaillé au sein de l'équipe de Nosy Be pendant la même période, ou ayant exploité du matériel communiqué. Nous disposons ainsi de renseignements concernant les Chaetognathes (FURNESTIN et RADIGUET, 1964 ; BOUR, en préparation), les Copépodes (BINET et DESSIER, 1967, 1968), les Euphausiacés (LE RESTE, 1969), les Sergestidae (LE RESTE, 1970 a ; PETIT, 1973 a et b), les Appendiculaires (FENAUX, 1969).

Nous reproduisons dans ce qui suit les résultats parus récemment (FRONTIER, 1973 d, e, f) concernant les Cladocères, l'unique Euphausiacé abondant sur le plateau continental (Pseudeuphausia latifrons), les Hétéropodes et les Ptéropodes. Nous exminerons ensuite les autres groupes, et concluerons en faisant référence aux données de la littérature sur le zooplancton néritique tropical.

1 - CLADOCERES ET PSEUDEUPHAUSIA LATIFRONS.

ZOOPLANCTON DE LA RÉGION DE NOSY-BÉ - V) CLADOCÈRES

Contribution à l'étude d'une baie eutrophique tropicale

SERGE FRONTIER

Océanographe biologiste de l'O.R.S.T.O.M., Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé (Madagascar) et Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer (France)

RÉSUMÉ

Variations spatio-temporelles des populations de Penilia avirostris *et* Evadne tergestina. *Les deux espèces appartiennent au peuplement néritique interne, la première plus strictement côtière que la seconde. Les populations se développent très vite dans les baies dès les premières pluies importantes (décembre), et montrent un premier maximum d'abondance en février-mars, un second en juillet-août, séparés par un appauvrissement d'intersaison. Le premier maximum est le maximum pincipal pour* Evadne, *et le second un maximum secondaire; la situation est inverse pour* Penilia. *Les populations s'effondrent en septembre.*

En période de stratification de l'eau néritique (saison humide) Evadne *se tient en moyenne dans des couches plus superficielles que* Penilia. *Il s'ensuit que la dérive de surface vers le large, liée à la circulation de « type estuaire » régnant à cette époque de l'année, entraîne en zone néritique externe préférentiellement la première espèce (d'ailleurs plus abondante que la seconde en cette saison).*

Les populations de Cladocères semblent suivre de très près les variations d'abondance de phytoplancton, elles-mêmes sous l'influence directe des apports fluviatiles. Elles constituent, par la puissance de filtration qu'elles représentent, un maillon essentiel des chaînes trophiques.

ABSTRACT

Spatiotemporal variations of the populations of Penilia avirostris *and* Edvane Tergestina. *The two species belong to the internal neritic settlement, the former more strictly coastal than the latter. The populations develop very fast in the bays, since the very first heavy rains (December), and reach a first maximum level in February-March, a second in July-August separated by an interseasonal decrease. The first maximum is the principal maximum for* Edvane *and the second a secondary maximum. The situation is the opposite for* Penilia. *The populations decrease drastically in September. In times of stratification of the neritic water (wet season),* Edvane *remains generally in the more superficial layers than* Penilia. *Consequently, as the surface drifts toward the open sea, together with the circulation of the « estuary » type prevailing at this time of the year it sweeps away in preference the first species (which is, besides, more abundant than the second in this season) towards the external neritic zone.*

Cladoceres populations seem to follow very closely the abundance variations of phytoplankton, the latter being directly affected by river supllies. They make up an essential link of trophic chains by the filtration power they represent.

Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr., vol. XI, n° 3, 1973: 259-272.

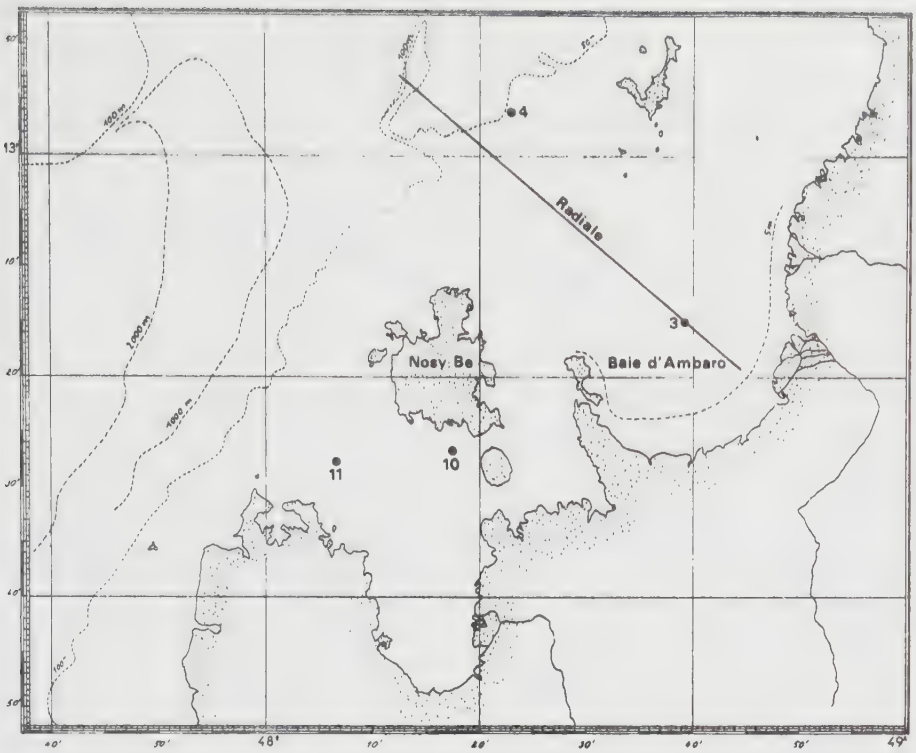


Fig. 1. — Carte des stations.

Deux espèces de Cladocères constituent une fraction importante du peuplement planctonique du plateau continental, dans la région de Nosy-Bé : *Evadne tergestina* Claus et *Penilia avirostris* Dana (1). Les populations de ces deux espèces se développent essentiellement, sur la côte nord-ouest de Madagascar, à l'intérieur des baies richement approvisionnées en eau douce à la saison des pluies : c'est-à-dire qu'elles sont « néritiques-internes » au sens défini précédemment (FRONTIER, 1966, 1970). Nous avons tenté de préciser leur répartition spatio-temporelle.

1-1. Étude d'une radiale côte-océan.

Une radiale joignant le fond de la baie d'Ambaro (à l'est de Nosy-Bé) au talus continental à la latitude de l'archipel des Mitsio (voir carte fig. 1) a été effectuée à cinq époques de l'année différentes. En dépit de l'hétérogénéité des dates (2), les résultats obtenus permettent de donner une première description de la répartition des deux espèces suivant un gradient côte-océan, et des variations de celui-ci selon les saisons.

La population de *Penilia avirostris* (fig. 2 a, trait plein) se développe en baie d'Ambaro à partir de la fin de la saison humide (mars). Un essaim est observé près de la côte en mai (1600 individus par mètre cube en moyenne sur un trait fond surface); à cette époque l'espèce s'étend au-delà de la limite de la baie. Au début de la saison sèche elle est refoulée dans la baie et s'y maintient, abondante, pendant la première moitié de cette saison. Puis elle devient rare, pour ne réapparaître en abondance qu'au milieu de la saison humide suivante.

Evadne tergestina (fig. 2 a, trait interrompu) présente une répartition côte-océan voisine de celle de *Penilia*, mais avec un certain décalage saisonnier. La population disparaît presque complètement durant la saison sèche et réapparaît brusquement, dépassant les limites de la baie, dès les premières pluies importantes (décembre). En mars une popu-

(1) Une troisième espèce, *Podon Schmackeri* Poppe a été rencontrée une fois très près de côte. Les diverses déterminations nous ont été indiquées par le Dr. N. DELLA CROCE, que nous remercions vivement ici.

(2) 11 mai et 30 août 1966 ; 9 mars 1967 ; 3 janvier et 1er décembre 1970.

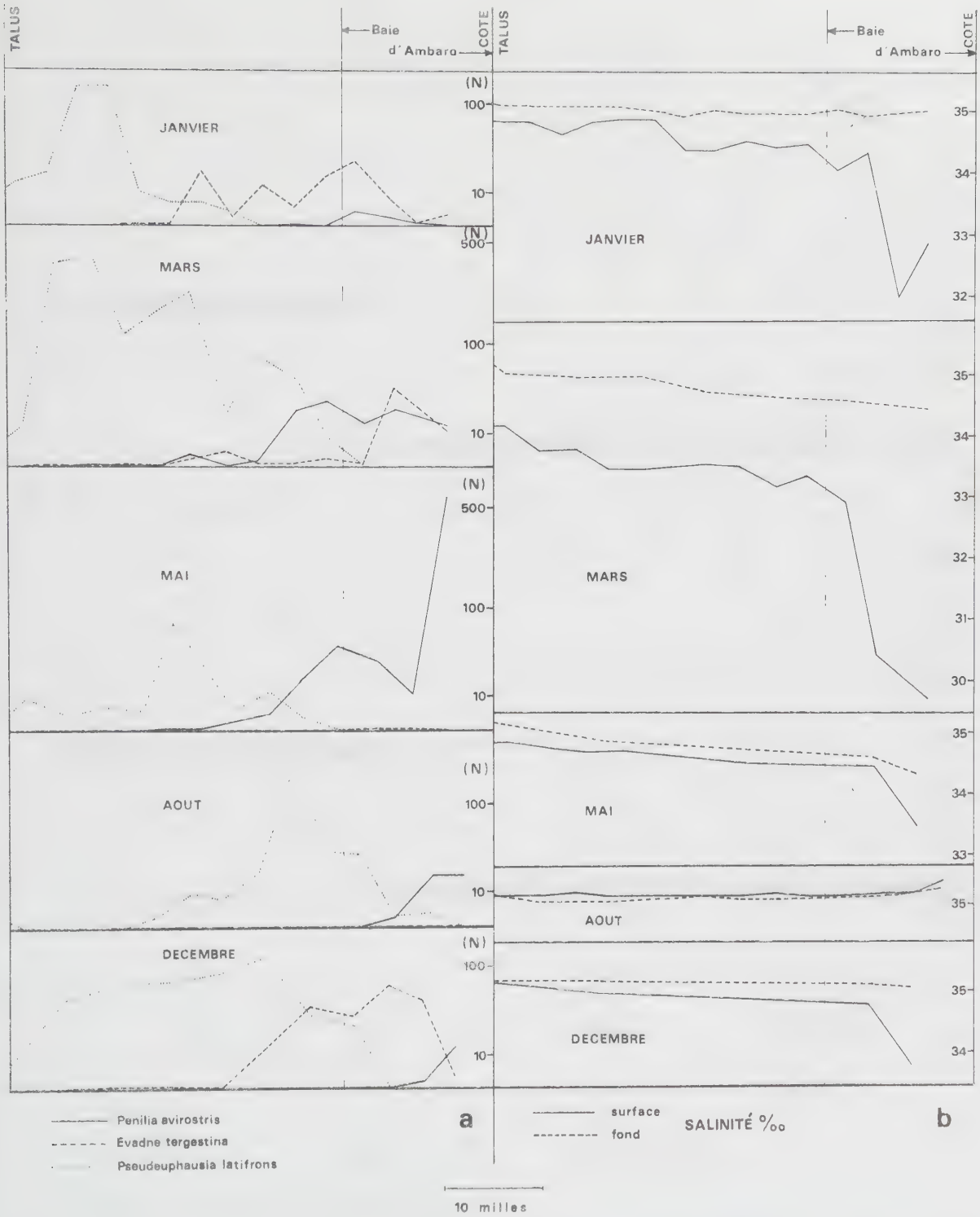


Fig. 2. — Radiale côte-talus. a : nombres (N) d'organismes par 10 m³ ; échelle log² ; b : salinités en surface et au fond.

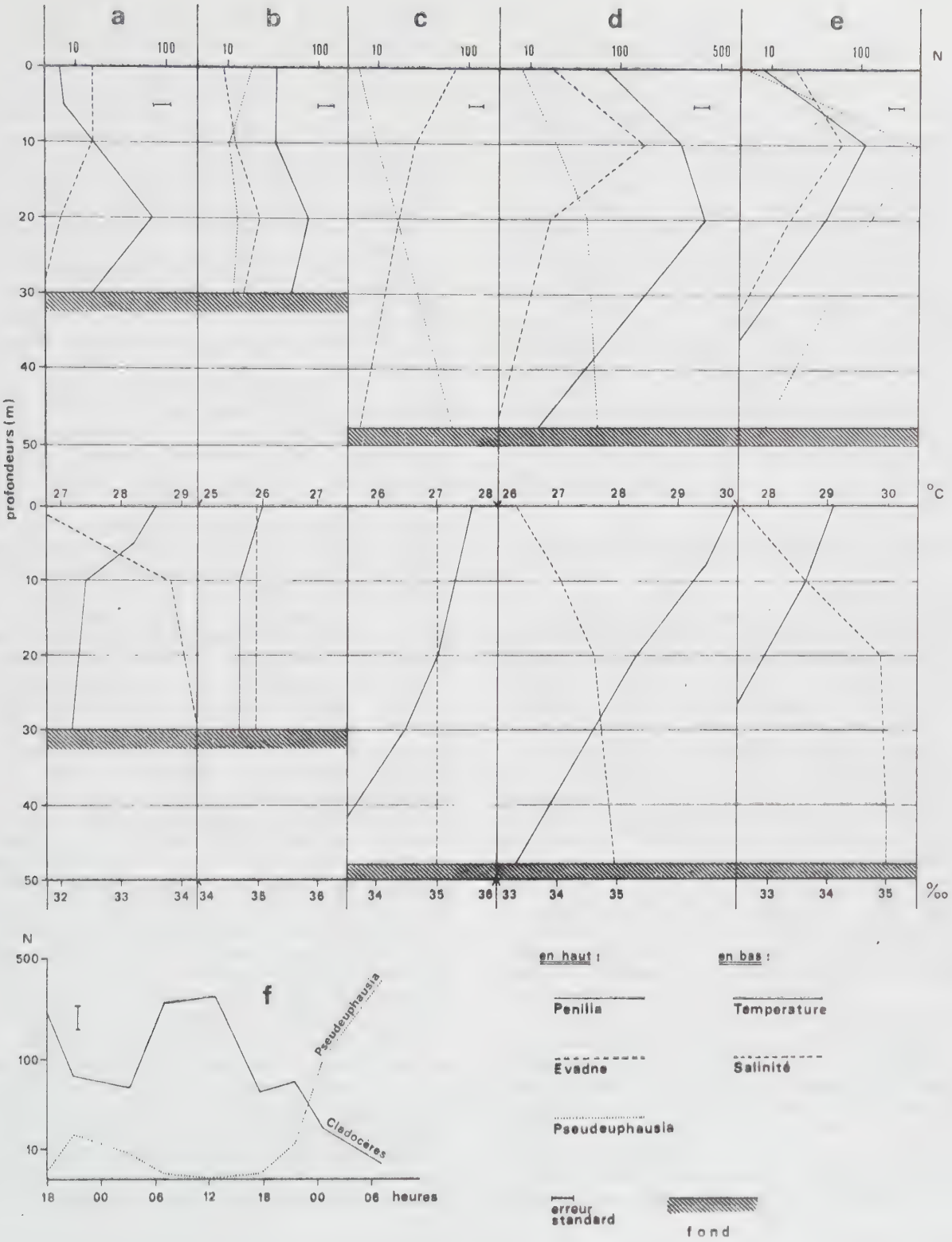


Fig. 3. — Répartitions verticales (moyennes sur 24 à 48 heures) ; *a :* station 3, janvier 1968 ; *b :* station 3, juillet 1968; *c :* station 11, octobre 1967 ; *d :* station 11, avril 1967 ; *e :* station 11, février 1967.
f : station 3, juillet 1968, variations horaires de l'abondance moyenne pour les différentes profondeurs.

lation importante occupe la plus grande partie de la baie; quelques individus sont transportés jusqu'au voisinage du talus continental — phénomène en relation avec une dérive de l'eau de surface vers le large en saison humide, sur laquelle nous reviendrons plus loin.

Nous pouvons dès maintenant comparer ces répartitions avec celles des caractères hydrologiques du milieu. En regard des graphiques représentant les variations d'abondance des espèces, nous avons figuré les variations de salinité en surface et près du fond (fig. 2 b). Ce facteur caractérise en effet assez bien la stratification de la couche d'eau néritique, en même temps qu'il mesure l'importance de l'apport d'eau douce sur le plateau (référence est faite alors à l'eau de surface au large, dont la salinité se maintient au voisinage de 35 ‰). La comparaison des profils halins aux diverses époques de l'année permet de retrouver les caractéristiques du régime hydrologique décrit par Piton et Magnier (1971) : en saison humide (décembre-avril) d'importants apports d'eau douce provoquent la formation en surface d'une couche d'eau dessalée s'étendant parfois jusqu'au-delà du talus continental; il s'établit alors, sans doute sur l'ensemble du plateau continental, une circulation de « type estuaire » (mouvement d'eau vers le large, quantitativement supérieur à l'apport d'eau douce, et compensé par un afflux d'eau vers la côte dans les couches sous-jacentes). L'intensité maximale du phénomène se situe à l'intérieur des baies, et en février-mars. Le passage de l'eau très diluée à l'eau moins diluée est rapide, tant dans le sens horizontal que dans le sens vertical. Aux intersaisons (mai d'une part, novembre-décembre d'autre part) la stratification est nettement moins accusée et apparaît surtout dans la moitié interne de la baie. En saison sèche enfin (juin-octobre) on constate une homogénéité verticale et horizontale très poussée de l'eau néritique; les conditions hydrologiques rencontrées sur l'ensemble du plateau sont alors très voisines de celles rencontrées dans le proche large, exception faite d'une frange côtière dans laquelle, sur une épaisseur très faible (fonds inférieurs à 5 m), l'eau se trouve sursalée par suite d'une évaporation intense. L'homogénéité maximale de la couche d'eau se situe, dans la baie, en septembre.

Ces schémas moyens varient en fait quelque peu d'une année à l'autre, ainsi que le montreront les données exposées plus loin. Par ailleurs, il faut considérer que les états stratifié et homogène ont un caractère statistique. Le processus d'homogénéisation verticale est permanent tout au long de l'année, et en rapport essentiellement avec les coups de vent, fréquents dans la région. L'effet quasi instantané d'un coup de vent est représenté par Piton et Magnier, 1971 (22 janvier 1968, sur fond de 12 m). Pendant la saison humide, la stratification est néanmoins entretenue en permanence par l'apport ininterrompu d'eau douce en surface. En saison sèche cet apport étant tari, l'homogénéité s'établit non seulement sous l'action de la diffusion turbulente, mais également par pénétration d'eau du large vers les côtes. Ce dernier point est démontré par l'arrivée dans les baies, à cette époque de l'année, d'espèces appartenant au peuplement océanique. Le phénomène est probablement en liaison avec le changement de direction du courant général au large de Nosy-Bé, parallèle au talus continental en saison humide, et tendant à lui devenir perpendiculaire en saison sèche (Donguy et Piton, 1969).

La figure 2 représente également, à titre de comparaison, la répartition radiale de l'espèce néritique externe *Pseuseuphausia latifrons* (fig. 2 a, trait pointillé). Cette répartition apparaît bien, à toutes les saisons, complémentaire de celle des deux Cladocères.

1-2. Répartitions spatio-temporelles aux stations 3, 4 et 11.

Il convient de rappeler que la station 3 se situe à l'ouverture de la baie d'Ambaro c'est à dire à la limite des zones néritique externe et néritique interne; les stations 4 et 11 sont situées en zone néritique externe, respectivement à 10 et 12 milles en-deçà du talus contiental (voir carte fig. 1).

Les variations saisonnières et annuelles d'abondance (1) des Cladocères en ces trois stations, pour la période allant d'avril 1963 à août 1966) ont été décrites précédemment (Frontier, 1966; Binet et Dessier, 1967). *Evadne tergestina* est souvent seule récoltée aux stations 4 et 11, seulement de novembre à avril et, en fait, irrégulièrement : sa présence marque l'apport d'eau côtière dessalée dans la partie supérieure de la couche d'eau néritique. A la station 3 les deux espèces sont présentes d'octobre ou novembre, à juin ou juillet; *Penilia* domine nettement à la fin de cette période.

Des récoltes à diverses profondeurs, répétées à des intervalles de temps variables pendant des durées de 24 à 48 heures, ont été effectuées aux trois stations. La station 3 a ainsi été occupée en janvier et juillet 1968, la station 4 en septembre 1968 et la station 11 en août 1966 et en février, avril et octobre 1967.

La comparaison des profils verticaux d'abondance observés aux différentes heures en une même station

(1) Pour la terminologie des phénomènes liés au temps en écologie, voir Sournia et Frontier, 1968.

montre de prime abord une grande irrégularité, ne permettant pas de déceler un phénomène de migration nycthémérale ni même une variation systématique d'abondance entre le jour et la nuit (1). Cette irrégularité est à mettre au compte de l'hétérogénéité de la répartition horizontale : les deux espèces sont fortement surdispersées. En dépit de cette variabilité, les valeurs moyennes, pour l'ensemble d'une série d'observations (2) des abondances aux différents niveaux, s'ordonnent suivant des profils moyens réguliers :

Station 3. En janvier (période de stratification de l'eau néritique) les profils des deux espèces sont inverses : *Evadne* se raréfie de la surface vers le fond, *Penilia* dans le sens opposé (fig. 3 a).

En juillet (période d'homogénéité) on n'observe pour les deux Cladocères qu'un maximum atténué vers 20 m (fig. 3 b). L'espèce néritique externe *Pseudeuphausia latifrons*, qui était absente en janvier, montre ici un profil moyen sans variation significative avec la profondeur. Si l'on effectue, aux différentes heures d'observation, la moyenne des abondances aux diverses profondeurs, on constate un remplacement, au cours de la période étudiée, des Cladocères par l'Euphausiacé (fig. 3 f) : au cours du cycle nycthéméral, les masses d'eau se sont déplacées de telle sorte qu'un peuplement de type néritique externe succède à un peuplement de type interne, la couche d'eau demeurant homogène dans le sens vertical.

Station 11. En octobre (fig. 3 c) le seul Cladocère présent est *Evadne tergestina*. L'époque correspond au début du développement de la population, qui dépasse, dans la couche superficielle, la limite géographique de la zone néritique interne dont elle est issue. La salinité est alors pratiquement constante de la surface au fond; néanmoins l'abondance du Cladocère diminue dans ce sens. *Pseudeuphausia* montre un profil moyen inverse. Il y a superposition et mélange partiel des peuplements néritiques interne et externe.

En avril (fin de saison humide) les deux Cladocères et l'Euphausiacé sont présents et montrent un maximum d'abondance moyenne à 10 m pour *Evadne*, 20 m pour *Penilia* et 40 m pour *Pseudeuphausia* (fig. 3 d).

En février (pleine saison humide) la masse d'eau néritique est très stratifiée, la salinité de la partie inférieure atteignant presque 35 ‰ — valeur caractéristique de l'eau du large. Les trois espèces montrent des profils verticaux moyens très analogues, avec maximum vers 10 m et raréfaction dans la couche inférieure (fig. 3 e). En d'autres termes les peuplements néritiques interne et externe paraissent mêlés (de façon hétérogène) dans les deux premiers tiers de la couche, et évitent le tiers inférieur.

Aucun Cladocère n'est observé à la station 11 en août ni à la station 4 en septembre.

En résumé, les profils verticaux obtenus en effectuant les moyennes sur 24 à 48 heures des abondances à diverses immersions, en des points diversement situés par rapport à la côte et par rapport à la limite des eaux du large, reflètent assez bien l'alternance saisonnière de l'influence côtière et de l'influence océanique sur le plateau continental. Ils précisent en outre les phénomènes de contact ayant lieu entre masses d'eau écologiquement différentes. En *saison sèche* les peuplements néritiques interne et externe se succèdent le long d'un gradient côte-océan; la station 3 se situe à la limite des deux peuplements, et à ce niveau on peut observer, sur une période de l'ordre de 24 heures, des variations fortuites de la tendance « néritique interne » ou « néritique externe » (prédominance des Cladocères ou prédominance de l'Euphausiacé). A cette époque aucun Cladocère ne se rencontre aux stations plus rapprochées du talus continental. En *saison humide* l'Euphausiacé est absente de la station 3, et à la station 11 on constate la coexistence des deux groupes. Les espèces se répartissent en moyenne en ordre stratifié, si la stratification hydrologique n'est pas trop poussée; par contre, elles semblent se réfugier indistinctement dans la partie supérieure de la couche d'eau lorsque, en février et mars, la circulation « estuaire » atteint son intensité maximale, entraînant dans les niveaux inférieurs un appel non négligeable

(1) Wickstead (1963) trouve pour les eaux de Zanzibar, en un an d'observations, une différence systématique d'abondance d'*Evadne tergestina* entre les récoltes de jour et celles de nuit ; il attribue cette variation à un rythme nycthéméral d'éclosion ou de prédation. *Penilia* ne montre aucun rythme.

Aucun auteur, à notre connaissance, ne prouve l'existence d'une migration nycthémérale de ces organismes. On signale par contre une stratification verticale, permanente en eau calme, extrêmement précise : Della Croce (1969, 1962) décrit une « microdistribution verticale » à l'échelle du décimètre, sur une épaisseur de 1 mètre.

(2) Il est rappelé que toutes les statistiques sont effectuées après transformation $\log^e$ sur les abondances (Frontier, 1969, 1971). Nous admettons que la dispersion des effectifs (N) par récolte, sur un domaine spatio-temporel petit par rapport à l'échelle d'observation des phénomènes étudiés, est telle que la distribution des quantités $\log^e_{10}(N+1)$ est normale, avec une variance stable de l'ordre de 0,7. On déduit de cette dernière valeur l'erreur standard au risque 5 %, égale à $1{,}96\ \sigma/\sqrt{n}$, où n est le nombre d'observations ayant servi à calculer la moyenne.

d'eau du large (marqué par ailleurs par la présence d'espèces océaniques : *Stylocheiron spp.*, *Pterosagitta draco*, *Limacina inflata*, etc.).

1-3. Cycle annuel des Cladocères en baie d'Ambaro.

Les observations que nous venons d'exposer proviennent d'échantillonnages réalisés suivant des périodicités relativement larges. Elles permettent d'esquisser des tendances écologiques générales; cependant, chaque profil spatial ou temporel obtenu est entaché d'une irrégularité considérable, reflet de la surdispersion des organismes.

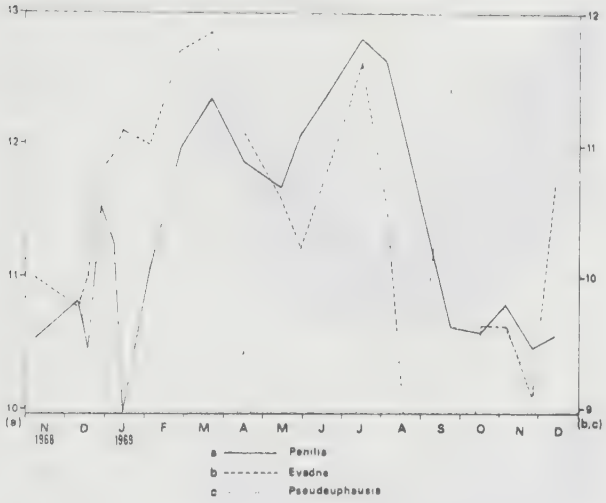


Fig. 4. — Cycle annuel d'abondance de *Penilia avirostris*, *Evadne tergestina* et *Pseudeuphausia latifrons* en baie d'Ambaro (1968-69) : estimations du nombre d'organismes pour l'ensemble de la baie aux différentes dates. Effectifs exprimés en $\log_{10}$.

Il a paru intéressant d'étudier pendant un an, au moyen d'un réseau d'observations plus serré, une surface marine restreinte. Les populations de Cladocères se développent essentiellement dans les baies : l'une d'entre elles, en l'occurence la baie d'Ambaro, a été choisie pour être quadrillée vingt fois en un an suivant un réseau comprenant 44 stations distantes de 1 à 5 milles (1). Un trait oblique fond-surface était réalisé en chaque station, pendant les heures de jour; le volume d'eau filtrée était de l'ordre de 10 m³; la couverture complète exigeait une journée et demi.

Le but était double : — d'une part obtenir une cartographie de la répartition horizontale des différents organismes afin d'en obtenir une image qualitative, voir varier celle-ci au cours de l'année et tenter de la relier aux fluctuations ambiantes; d'autre part, obtenir pour chaque quadrillage, par une technique graphique exposée ailleurs (Frontier, 1972 et *sous presse*), une estimation des *quantités totales dans la baie* de chaque sorte d'organismes. Enfin, on a cherché à ordonner ces estimations de quantités totales suivant un cycle annuel se traduisant par des graphiques supposés *a priori* moins heurtés que ceux obtenus en des stations isolées, puisque chaque estimation intègre la micro-répartition horizontale. On aboutit pour les Cladocères aux résultats suivants (2).

Penilia avirostris (fig. 4 a et 5). Une période de faible abondance s'étend de septembre à novembre. Lui fait suite une période d'instabilité se prolongeant jusqu'en fin janvier; puis la population augmente jusqu'à un premier maximum en mars, suivi d'une chute d'intersaison et d'un second maximum, plus important que le premier, en juin-juillet. En septembre se produit un effondrement brutal, probablement lié à l'entrée d'eau extérieure dans la baie.

En ce qui concerne la répartition horizontale, on note tout d'abord un gradient côte-large assez général; toutefois, lors des maxima de décembre et de mars la densité la plus forte s'observe, non à proximité immédiate de la côte, mais à quelques milles des arrivées principales d'eau douce. De mai à août, les apports fluviatiles étant taris, des essaims denses de *Penilia* se forment contre la côte : il a été dénombré jusqu'à 7500 individus par m³ (en moyenne pour un trait oblique fond-surface), ce qui est de l'ordre des densités maximales signalées dans la littérature (voir Della Croce, 1964, 1964/1965).

Evadne tergestina (fig. 4 b et 6). La population est pauvre de septembre à mi-décembre. Elle augmente très vite dès les premières pluies abondantes, jusqu'à un maximum important atteint en mars, auquel fait suite une diminution d'intersaison, puis un maximum secondaire en juin-juillet. L'effondrement de septembre est brutal, comme pour l'espèce précédente.

(1) Des études préalables avaient établi que le peuplement de cette baie était plus hétérogène dans la moitié est que dans la moitié ouest ; nous en avons tenu compte, en fixant un réseau de stations plus dense dans la première que dans la seconde.

Ces quadrillages s'incluent dans un programme général d'étude de la baie, présenté dans une note antérieure (Frontier, 1971).

(2) Les résultats complets sont parus sous forme de document provisoire (Frontier, 1972).

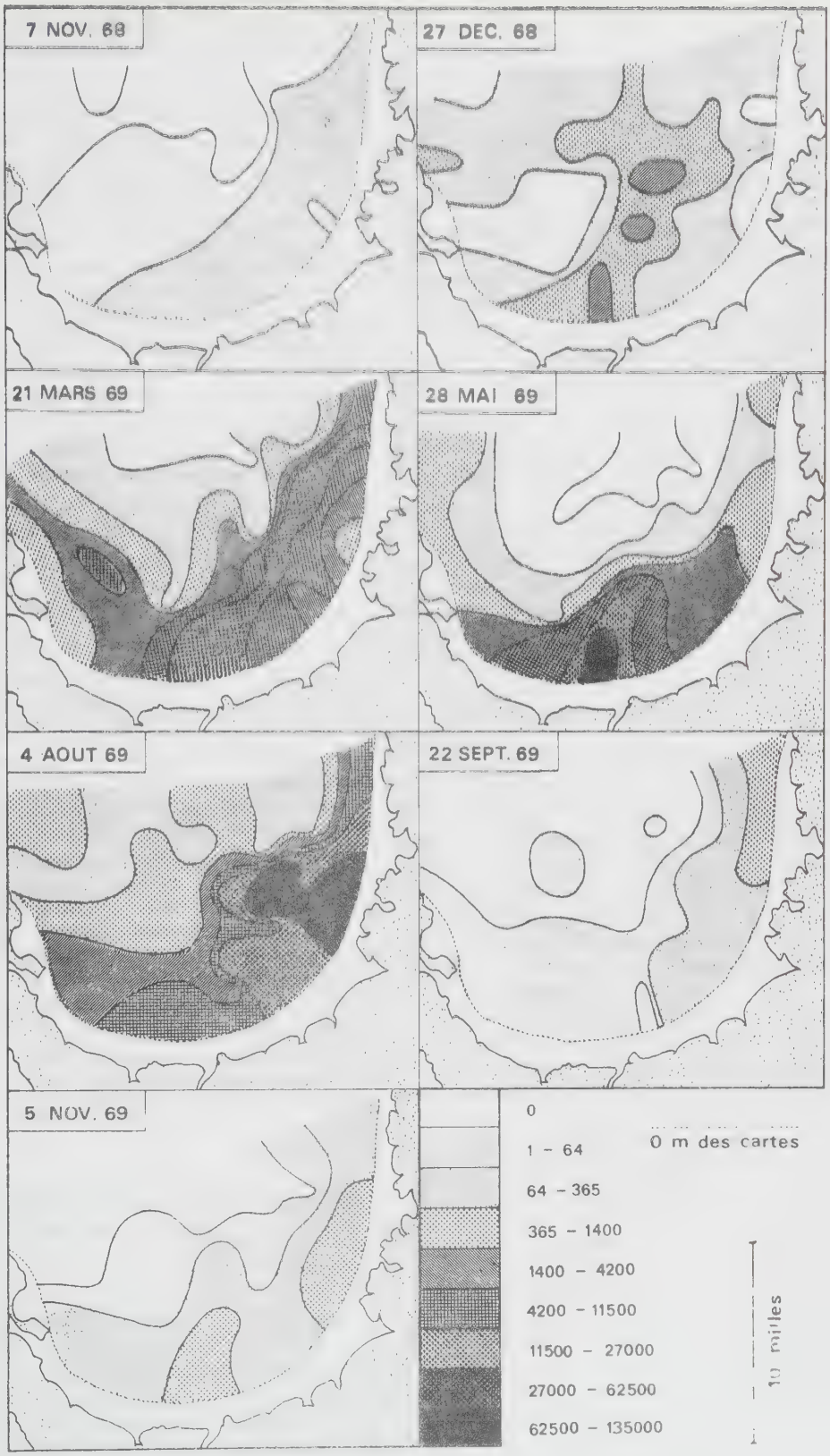


Fig. 5. — Répartition horizontale de *Penilia avirostris* en baie d'Ambaro à quelques date du cycle annuel 1968-1969.

Les caractères de la répartition horizontale à l'échelle de la baie sont moins nets que chez *Penilia*. On observe cependant :

(a) Un appauvrissement en direction de la côte au cours du maximum de saison humide. Il est malaisé de déterminer une salure minimale tolérée, d'autant que les comptages d'organismes intéressent la colonne d'eau complète, à une époque de stratification intense. Toutefois, la comparaison de la carte des abondances avec les cartes des salinités (PITON et MAGNIER, 1970) pour le quadrillage du 22 mars 1969 suggère une coïncidence entre l'isoplèthe « 64 individus par 10 m³ » d'une part, d'autre part les isohalines 32 ‰ en surface, 33 ‰ au fond. Enfin nous avons vu qu'à cette époque la population s'étend largement, en surface, au-delà de la zone des baies : on note ici l'abondance notable de l'espèce au niveau de la limite nord-ouest de la baie.

(b) Un appauvrissement en direction du large au cours du maximum de saison sèche, sans que le gradient d'abondance soit clairement lié à celui de la salinité. Ce dernier d'ailleurs ne se marque que par une sursalure de la zone la plus proche de la côte.

Des essaims d'*Evadne* s'observent à quelques milles de la côte, tant en saison humide qu'en saison sèche, pendant les maxima d'abondance générale. Ils sont moins denses que les essaims de *Penilia* : les densités locales observées lors de ce cycle annuel ne dépassent pas 300 individus par m³ en moyenne pour un trait fond-surface. Des essaims plus denses ont toutefois été observés en d'autres années.

Comme précédemment, on peut comparer ces résultats avec ceux fournis par *Pseudeuphausia latifrons*. L'Euphausiacé n'atteint que sporadiquement les stations les plus externes du quadrillage, sauf entre septembre (où il envahit la moitié nord-ouest de la baie) et décembre. Cette répartition apparaît une fois de plus complémentaire de celle des deux Cladocères : l'espèce peut servir à indiquer l'entrée d'eau néritique externe dans les baies (fig. 4 c et 7).

1-4. Schéma de la répartition écologique des Cladocères dans la région de Nosy-Bé.

Les résultats précédents peuvent se résumer comme suit.

La presque totalité du peuplement en Cladocères de la région de Nosy-Bé est constituée par deux espèces : *Penilia avirostris* et *Evadne tergestina*. Toutes deux sont néritiques-internes, et présentent une période d'abondance allant de décembre à août, et une période de raréfaction de septembre à début décembre. La période d'abondance comprend deux maxima, l'un de fin de saison humide, l'autre de début de saison sèche, séparés par une diminution d'intersaison. Les variations de densité de population entre l'une et l'autre des deux grandes périodes sont liées aux conditions hydroclimatiques et sont brutales : les populations se développent très rapidement dès les premières pluies importantes et subissent une chute catastrophique, dès qu'en septembre l'eau extérieure pénètre dans la zone des baies.

A l'intérieur de ce cadre les deux espèces de Cladocères manifestent un certain degré de vicariance. Pour *Evadne* le maximum principal se situe en mars, et le maximum de juillet est secondaire ; la situation est inverse pour *Penilia*. Par ailleurs les répartitions horizontales indiquent que *Penilia* est plus littorale, et plus strictement néritique-interne, qu'*Evadne*. Enfin, des cycles nycthéméraux en période de stratification montrent qu'en moyenne la population de *Penilia* se tient dans des couches plus profondes, plus froides et plus salées que celle d'*Evadne*, cette dernière préférant les eaux de surface, chaudes et diluées. Cela permet de comprendre pourquoi la dérive de surface vers le large, liée à la circulation de type « estuaire » qui caractérise la saison humide, emporte à l'extérieur des baies la seconde espèce plus régulièrement que la première.

Penilia apparaît donc relativement plus halophile et psychrophile qu'*Evadne*, les deux espèces étant néanmoins, à une échelle géographique plus vaste, indicatrices d'eau diluée. Cependant, au maximum de saison humide, *Evadne* disparaît presque complètement au voisinage immédiat de la côte, où règne une dessalure excessive, alors que *Penilia* y est encore abondamment représentée. Le déterminisme de la répartition des deux Cladocères apparaît donc complexe.

Il n'a malheureusement pas été possible d'étudier simultanément le phytoplancton, de sorte que la liaison entre le phyto et le zooplancton ne peut être décrite dans le cadre de ce programme. On sait que les deux espèces de Cladocères sont phytophages (*Evadne* moins strictement que *Penilia*), et que le nombre annuel de générations est élevé. Il est probable que les fluctuations quantitatives des populations de Cladocères suivent de très près celles du phytoplancton. Un phénomène semble le confirmer : la rapidité de la réponse de la population à l'eutrophisation du milieu lors des pluies de décembre, cette réponse passant obligatoirement par l'intermédiaire de celle du phytoplancton. Cette réponse quasi-immédiate aux premières pluies caractérise en fait l'ensemble du zooplancton de cette époque (PETIT et FRONTIER, 1971 ; FRONTIER, 1972 ; LE RESTE, *sous presse*).

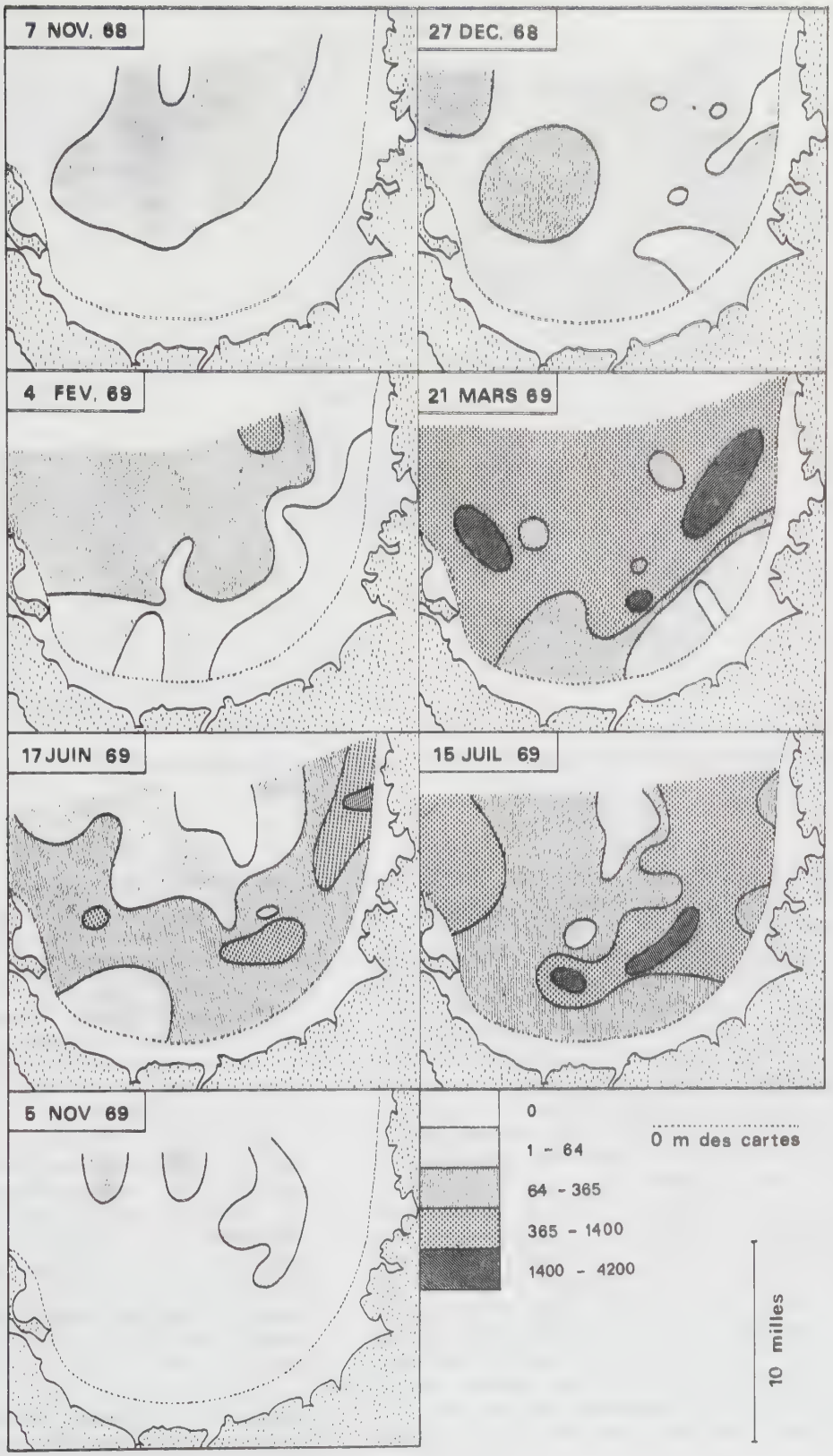


Fig. 6. — Répartition horizontale d'*Evadne tergestina* en baie d'Ambaro à quelques dates du cycle annuel 1968-1969.

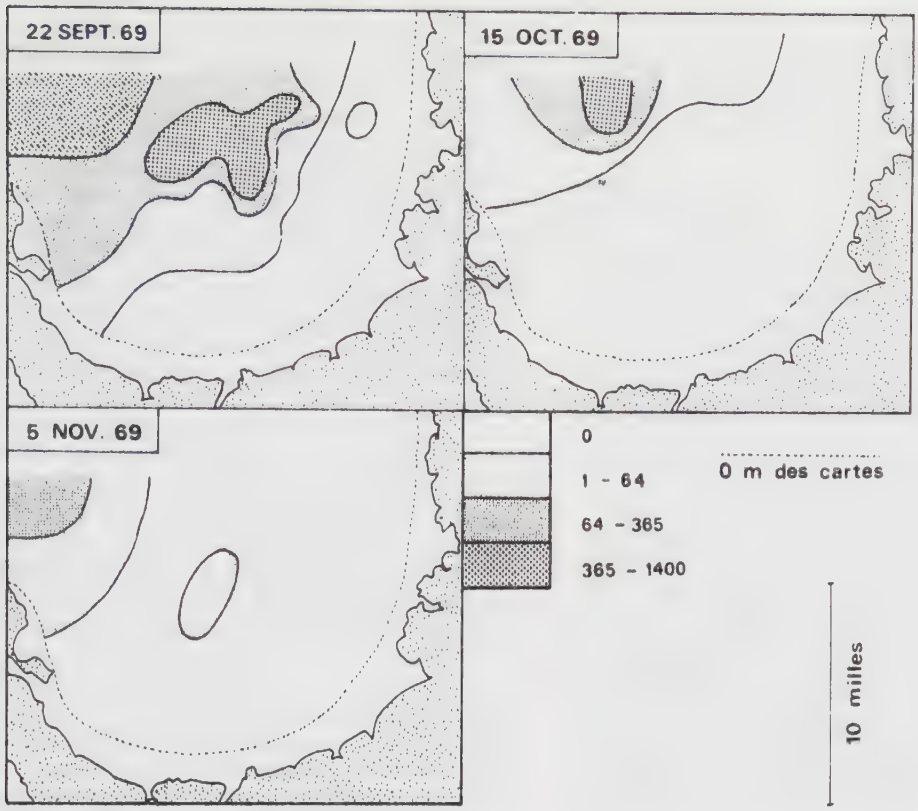


Fig. 7. — Répartition horizontale de *Pseudeuphausia latifrons* en baie d'Ambaro à quelques dates du cycle annuel 1968-1969.

Pendant la première partie de la saison humide n constate, dans la zone la plus proche de la côte, es déséquilibres biologiques se caractérisant par 'apparition de blooms phytoplanctoniques fugaces voir par exemple ANGOT, 1965). Ces blooms épuisent ans doute trop rapidement le milieu, et disparaissent. Ce déséquilibre semble se répercuter sur la population le *Penilia*, qui commence par être très instable. *Evadne* semble moins ressentir ce déséquilibre : appelons, à ce propos, que cette espèce évite, n saison des pluies, la proximité immédiate de la côte; d'autre part n'étant pas exclusivement phytophage, elle dépend peut-être moins immédiatement les variations quantitatives du phytoplancton.

Ultérieurement la régularisation des apports fluviailes permet au milieu marin proche de côte de se tabiliser. Le maximum de février-mars affectant es populations des deux espèces étudiées correspond u maximum de productivité primaire pour l'ensemble de la région (ANGOT, 1964, 1965; SOURNIA, 968).

Quant à l'explication du minimum d'intersaison, t du second maximum, elle est encore incertaine. BAINBRIDGE (1960) observe le phénomène du double maximum de Cladocères sur le plateau continental de la Sierra Leone (9° N), et WICKSTEAD (1961, 1963) observe le même phénomène à Singapour (1° N) alors qu'il ne constate qu'un seul maximum annuel à Zanzibar (5° S); ce dernier auteur propose dans sa publication de 1963 une théorie séduisante pour expliquer le double maximum, lorsqu'il a lieu. En raison de la rapidité de la multiplication, la population de Cladocères croît très vite dès que sont réunies les conditions ambiantes favorables. Une population en expansion rapide ne peut se maintenir plus de trois mois en raison de divers facteurs limitants, au nombre desquels il faut compter la surconsommation de l'oxygène. La population de Cladocères atteint donc vite un climax caractérisé par la « dégénérescence » des femelles parthénogénétiques, qui donnent naissance à un nombre de plus en plus faible de jeunes, puis par l'apparition d'une reproduction sexuée. Les femelles à reproduction sexuée meurent en libérant leurs œufs durables. Il résulte de ces phénomènes une diminution de la population, et une accumulation d'œufs durables

contre le fond. Ceux-ci attendront, pour éclore, l'apparition de conditions favorables en tête desquelles WICKSTEAD place la température de l'eau du fond. Un deuxième maximum de population peut alors se produire avant l'arrivée des conditions saisonnières défavorables à l'espèce : tel est le cas dans les eaux de Singapour, où une légère remontée de la température de l'eau en septembre-octobre paraît concommitante d'un des maxima de Cladocères. A Zanzibar on n'observe qu'un maximum de température, et un maximum d'abondance des Cladocères. Par contre, au large de Freetown, BAINBRIDGE observe deux maxima de la population de Cladocères, apparemment sans rapport avec les faibles fluctuations thermiques du milieu. D'autre part les mesures de température près du fond lors des quadrillages de la baie d'Ambaro (PITON et *al.*, 1969; MAGNIER et *al.*, 1970) n'évoquent en rien un changement significatif au moment du maximum d'abondance de juin-juillet, et certainement pas un réchauffement jusqu'à la valeur de 28 °C avancée par WICKSTEAD en tant que seuil thermique pour l'éclosion des œufs durables.

Des changements physico-chimiques se produisent cependant dans le milieu à peu près à l'époque du second maximum de Cladocères. Ils sont liés à la cessation de la circulation de type « estuaire » à la fin de la saison humide, et à l'homogénéisation de la couche d'eau néritique. Cette homogénéisation est progressive depuis le niveau du talus continental (où elle débute en avril ou mai) jusqu'au voisinage de la côte. Ainsi que l'ont montré PITON et MAGNIER (1971), les « poches » d'eau appauvrie en oxygène, et enrichie en matières organiques dissoutes et sels nutritifs, qui s'étaient formées contre le fond au cours de la saison humide, peuvent alors diffuser dans l'ensemble de la couche, provoquant l'apparition d'un maximum secondaire de production primaire (PITON et MAGNIER, 1972), puis secondaire (augmentation de la biomasse zooplanctonique : PETIT et FRONTIER, 1971).

Il est possible que le changement de composition chimique de l'eau de fond vers le mois de juin dans les baies, et en particulier l'augmentation du taux d'oxygène pour autant que les œufs durables puissent être sensibles à la teneur du milieu en oxygène, induise des éclosions massives de ces derniers. Il est possible également que le second maximum de Cladocères soit simplement un reflet du maximum secondaire phytoplanctonique, ce maximum agissant, soit en tant qu'apport alimentaire renouvelé, soit en tant que source d'oxygène. Il ne semble pas qu'à l'époque considérée la teneur moyenne en oxygène des couches de surface augmente; toutefois le phénomène pourrait se produire à un niveau très local : la littérature signale, en effet la coïncidence entre l'abondance locale des Cladocères et la présence d'essaims de grosses diatomées, relation qui pourrait ne pas être simplement trophique.

1-5. Conclusion.

Penilia avirostris est un filtreur. Si l'on retient l'ordre de grandeur de 100 millilitres filtrés par jour et par individu (PAVLOVA, 1959), un essaim de 7500 individus par mètre cube représente une capacité de filtration de 0,75 m³ par mètre cube et par jour. Pour l'ensemble de la baie, au moment des maxima de mars et de juin, la population de *Penilia* filtre d'après les chiffres de 1969 respectivement 24 et 69 litres par mètre cube et par jour.

Par ailleurs DELLA CROCE (1964), WICKSTEAD (1963) mettent l'accent sur l'importance de cette espèce en tant que zooplancton alimentaire pour un grand nombre d'organismes, au nombre desquels il faut compter les larves de Crustacés (en particulier les larves de crevettes Penaeides) et les poissons planctonivores (Engraulidae, Clupeidae, etc.), espèces d'importance économique dans la région objet de notre étude. Si l'on manque de données précises concernant la biologie d'*Evadne*, dont l'alimentation semble plus éclectique que celle de *Penilia*, on peut cependant considérer que les Cladocères dans leur ensemble constituent un maillon fondamental des chaînes alimentaires dans les baies.

L'abondance des populations de Cladocères semble être une caractéristique du peuplement planctonique du plateau continental dans les régions tropicales. Elle est signalée dans les régions de Singapour et de Zanzibar (WICKSTEAD, 1961, 1963), le long des côtes de l'Inde (GEORGE, 1953, RAJAGOPAL, 1962), de la Sierra Leone (BAINBRIDGE, 1960), du Vénézuela (LEGARÉ, 1961), dans le lagon de la Grande Barrière australienne (RUSSELL et COLMAN, 1934) dans le golfe de Californie (MANRIQUE, 1971). Les espèces *Penilia avirostris* et *Evadne tergestina* sont presque toujours associées, avec quelques différences écologiques. Les populations subissent des variations d'abondance extrêmement importantes, liées aux conditions hydroclimatiques saisonnières. Le maximum d'abondance est double en certaines régions à l'exclusion des autres. La répartition est limitée au voisinage des côtes — les estuaires et les abords immédiats des arrivées d'eau douce étant toutefois évités, et semble coïncider avec la présence de zones productivement riches. Il est extrêmement probable que le groupe contribue pour une part importante à la production secondaire globale de ces zones.

Manuscrit reçu au S.C.D. le 19 février 1975.

BIBLIOGRAPHIE

ANGOT (M.), 1964. — Production primaire de la région de Nosy-Bé. Août à novembre 1963. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. océanogr.*, **2** (4) : 27-54.

ANGOT (M.), 1964. — Phytoplancton et production primaire de la région de Nosy-Bé. Décembre 1963 à mars 1964. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. océanogr.* **2** (4) : 99-126.

ANGOT (M.), 1965. — Le phytoplancton de surface pendant l'année 1964 dans la baie d'Ambaro près de Nosy-Bé. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. océanogr.*, **3** (4) : 5-18.

BAINBRIDGE (V.), 1960. — The plankton of inshore waters off Freetown, Sierra Leone. *Fish. Pulb. Colon. Office*, **13**, 48 p.

BINET (D.) et DESSIER (A.), 1967. — Contribution à l'étude du zooplancton et plus particulièrement des Copépodes de la région de Nosy-Bé. Rapport de stage. *Documents du Centre O.R.S.T.O.M. de Pointe-Noire*, n° **362** S. R., *multigr.* 52 p.

DELLA CROCE (N.) et SERTORIO (T.), 1959. — Microdistribuzione dello zooplankton. *Bol. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova*, **29** : 1-28.

DELLA CROCE (N.), 1962. — Aspects of Microdistribution of Zooplankton. *Rapp. et Procès-verbaux Cons. Int. Explor. Mer*, **153** : 149-151.

DELLA CROCE (N.), 1964. — Distribuzione e biologia del Cladocero marine *Penilia avirostris* Dana. *Bul. Inst. océanogr.*, **62** (1301), 16 p. et 1 carte.

DELLA CROCE (N.) et BETTANIN (S.), 1964/1965. — Osservazioni sul ciclo biologico di *Penilia avirostris* Dana del golfo di Napoli. *Bul. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova*, **33** (201) : 51-68.

DONGUY (J. R.) et PITON (B.), 1969. — Aperçu des conditions hydrologiques de la partie nord du Canal de Mozambique. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. océanogr.*, **7** (2) : 3-26.

FRONTIER (S.), 1966. — Zooplancton de la région de Nosy-Bé. 1. Programme des récoltes et techniques d'étude. 2. Plancton de surface aux stations 5 et 10. *Cah. O.R.S.T. O.M., sér. océanogr.*, **4** (3) : 3-37.

FRONTIER (S.), 1969. — Sur une méthode d'analyse faunistique rapide du zooplancton. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **3** (1) : 18-26.

FRONTIER (S.), 1970. — Zooplancton de la région de Nosy-Bé. 4. Plancton de surface aux stations 3, 4 et 11. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. océanogr.*, **8** (2) : 3-17.

FRONTIER (S.), 1971. — Zooplancton d'une baie eutrophique tropicale. 5. Étude statistique de la microdispersion. *Doc. scient. Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé*, **24** : 55-95, 12 pl., *multigr.*

FRONTIER (S.), 1971. — Présentation de l'étude d'une baie eutrophique tropicale : la baie d'Ambaro (côte nord-ouest de Madagascar). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. océanogr.*, **9** (2) : 147-148.

FRONTIER (S.), 1972. — Zooplancton d'une baie eutrophique tropicale. 6. Répartition spatiale annuelle de quelques taxons. Première partie : Cladocères, Euphausiacés et Mollusques. *Doc. scient. Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé*, **28**, *multigr.*, 12 p., 51 pl.

GEORGE P. C.), 1953. — The marine Plankton of the coastal waters of Calicut, with observations on the hydrological conditions. *J. Zool. Soc. India*, **5** : 76-107.

LEGARÉ (J.E.H.), 1961. — Estudios preliminares del zooplancton en la region de Cariaco. *Bol. Inst. oceanogr. Univ. Orientale*, **1** : 191-218.

LE RESTE (L.), sous presse. — Zones de ponte et nurseries de la crevette *Penaeus indicus* H. Milne-Edwards le long de la côte nord-ouest de Madagascar. Étude de la répartition spatiale et temporelle des larves et jeunes postlarves en baie d'Ambaro. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. océanogr.*

MAGNIER (Y.), PITON (B.), TERAY (A.), AH KAM (D.), 1970. — Résultats des observations physico-chimiques en baies d'Ambaro et d'Ampasindava de juin 1969 à février 1970. *Doc. scient. Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé*, **17**, *multigr.* 66 p.

MANRIQUE (F. A.), 1971. — *Penilia avirostris* Dana signalée de nouveau dans le Pacifique américain. *Crustaceana* **21** (1) : 110-111.

PAVLOVA (E. V.), 1971. — « Alimentation du Cladocère *Penilia avirostris* » (en russe). *Trudy Sta. biol. Sebastopoli*, **11** : 63-71.

PETIT (D.) et FRONTIER (S.), 1971. — Zooplancton d'une baie eutrophique tropicale. 4. Cycle annuel des poids secs. *Doc. scient. Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé*, **24** : 39-54, 8 pl., *multigr.*

PITON (B.), PRIVÉ (M.), TERAY (A.), 1969. — Résultats des observations physico-chimiques en baie d'Ambaro de janvier 1968 à juin 1969. *Doc. scient. Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé*, **5**, *multigr.* 55 p.

PITON (B.) et MAGNIER (Y.), 1970. — Distributions horizontales et verticales de quelques propriétés physiques et chimiques en baie d'Ambaro. *Doc. scient. Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé*, **19**, *multigr.* 29 p.

PITON (B.) et MAGNIER (Y.), 1971. — Les régimes hydrologiques de la baie d'Ambaro (nord-ouest de Madagascar). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. océanogr.*, **9** (2) : 43-60.

PITON (B.) et MAGNIER (Y.), 1972. — Le cycle annuel des sels nutritifs et des pigments dans les baies de la côte nord-ouest de Madagascar. *Ann. Univ. Madagascar* (sér. Sci. Nat. Math.), **9** : 93-104.

RAJAGOPAL (P. K.), 1962. — Notes on the occurence of Cladocera in the Madras coastal waters. *Curr. Sci. (India)*, **31** (11) : 467-468.

RUSSELL (F. S.) et COLMAN (J. S.), 1934. — The Zooplankton. IV) The composition of the zooplankton of the Great Barrier Reef lagoon. *Rep. Gr. Barr. Reef Exped.*, **2** : 159-176.

SOURNIA (A.), 1968. — Variations saisonnières et nycthémérales du phytoplancton marin et de la production primaire dans une baie tropicale à Nosy-Bé (Madagascar). *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* **53** (1) : 1-76.

SOURNIA (A.) et FRONTIER (S.), 1968. — Terminologie des phénomènes liés au temps en écologie. *Bul. Mus. Hist. Nat.*, **39** (5) : 1001-1002.

WICKSTEAD (J. H.), 1961. — A quantitative and qualitative study of some indo-west pacific plankton. *Fish. Publ. Colon. Office*, **16**, 200 p.

WICKSTEAD (J. H.), 1963. — The Cladoceran of the Zanzibar area on the Indian Ocean, with a note on the comparative catches of two plankton nets. *East Afr. Agr. Forestry J.*, **29** (2) : 164-172, et *Coll. Repr. I.I.O.E.* **3** (140) : 94-102.

2- PTEROPODES, HETEROPODES.

ZOOPLANCTON DE LA RÉGION DE NOSY-BÉ
VI) PTÉROPODES, HÉTÉROPODES - PREMIÈRE PARTIE :
A) ESPÈCES HOLONÉRITIQUES ET NÉRITIQUES-INTERNES

Contribution à l'étude d'une baie eutrophique tropicale

Serge FRONTIER

Océanographe biologiste de l'O.R.S.T.O.M., Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé (Madagascar) et Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer (France)

Résumé

Creseis acicula *se rencontre sur l'ensemble du plateau continental, mais avec un maximum accusé dans la moitié interne. Elle forme près de la côte des populations extrêmement denses, qui commencent à se développer en fin de saison sèche, puis s'étendent jusqu'au talus continental et au-delà à la faveur de la dérive superficielle vers le large (circulation de « type estuaire ») qui s'établit en saison humide. On constate deux maxima d'abondance, l'un de saison humide, l'autre de début de saison sèche. L'ensemble de la population s'effondre à partir du milieu de la saison sèche.*

Pneumodermopsis *sp., prédatrice de* Creseis acicula, *ne se rencontre que très près de côte, et montre un cycle annuel très parallèle au précédent.*

Creseis chierchiae *montre en moyenne une diminution d'abondance de la côte au talus, mais son cycle annuel diffère largement de celui de* C. acicula *: la diminution de saison sèche, de moins en moins accusée à mesure que l'on se déplace du talus vers les baies, ne traduit que le refoulement de l'eau néritique interne vers la côte à cette époque de l'année. Dans les baies au contraire, l'abondance est maximale en saison sèche. L'espèce comprend deux formes, sans doute phénotypiques : une forme à coquille mince et cannelée, strictement néritique-interne, et une forme à coquille lisse et épaisse, néritique-externe. Des individus de morphologie intermédiaire se rencontrent, en petit nombre, au contact entre les deux peuplements.*

Atlanta gaudichaudi *peuple l'ensemble du plateau continental ainsi que les eaux du large. Cependant les formes jeunes semblent néritiques, montrant un maximum d'abondance en saison humide, lorsque le phytoplancton et le zooplancton phytophage sont abondants ; les adultes pouvant sans doute se nourrir de grosses proies et montrent une répartition plus éclectique. Toutefois les individus du large pourraient, en partie, appartenir à une population particulière.*

Abstract

Spatiotemporal variations of the populations of Creseis acicula, Creseis chierchiae, Pneumodermopsis *sp. and* Atlanta gaudichaudi. Creseis acicula *is found in the whole continental shelf but with a sharp maximum in the interior half. Near the coast it forms very dense populations which begin to develop at the end of the dry season, then spread as far as the continental shelf and beyond owing to the superficial drift toward the open sea ("estuary type" circulation) which takes place during the wet season. One notices two abundance maxima : one for wet season and the other in the beginning of the dry season. The whole population decreases drastically from the middle of the dry season.*

Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr., vol. XI, n° 3, 1973 : 273-289.

Pneumopdermopsis *sp. predatory of* Creseis acicula *can only be found very near the coast and shows an annua cycle which is quite parallel to the precedent.*

Creseis chierchiae *shows, on the average, an abundance decrease from the coast to the continental slope, but its annual cycle widely differs from that of* C. acicula. *The decrease during the dry season, which is less and less marked as one moves from the slope toward the bays, reveals only the back flow of the internal neritic water towards the coast at this time of the year. In the bays, on the contrary, the abundance reaches its maximum in the dry season. The species is composed of two forms which are probably phenotypic: one with a thin ribbed shell, which is strictly internal neritic, and the other one with a smooth thick shell which is external neritic. Some specimens which are morphologically intermediate can be found in small quantities when the two settlements meet.*

Atlanta gaudichaudi *is to be found in the whole continental shelf as well as in the waters of the open sea. However, the young forms appear to be neritic showing an abundance maximum in wet season, while the phytoplankton and the phytophagic zooplankton are abundant. The adults may probably feed on bigger prey and show a less selective distribution. However, the specimens of the open sea might belong partly to a particular population.*

La liste des espèces de Ptéropodes et Hétéropodes rencontrées dans le plancton de Nosy-Bé a fait l'objet de plusieurs notes antérieures (FRONTIER, 1963, 1965, 1966 a et b, 1973 a). Nous nous préoccuperons ici de la répartition écologique des formes les plus abondantes.

Les espèces se classent, du point de vue de leur répartition spatiale, en trois groupes principaux.

- Espèces proprement néritiques, comprenant des formes présentes sur l'ensemble du plateau continental (espèces holonéritiques : *Creseis acicula* et *chierchiae*, *Atlanta gaudichaudi*) et des formes plus spécialement néritiques-internes (*Pneumodermopsis* sp.) ou néritiques-externes *(Cavolinia longirostris longirostris, Clionina longicaudata)*. Certaines sont régulièrement, quoiqu'en petit nombre, rencontrées au-delà du talus continental *(Creseis acicula, Atlanta gaudichaudi)*.

- Espèces océaniques tolérant un certain degré de mélange de leur eau d'origine avec de l'eau néritique, donc rencontrées régulièrement sur la partie externe du plateau continental, principalement en saison sèche : *Limacina inflata* (stades jeunes) et *trochiformis*, *Diacria quadridentata danae* (stades âgés) et *quadridentata quadridentata*, *Atlanta lesueuri*, *helicinoides* et *turriculata*.

Il convient d'ajouter à cette liste quelques espèces moins fréquemment rencontrées au-dessus du plateau continental, soit qu'elles soient plus rares, soit qu'elles ne pénètrent qu'exceptionnellement en zone néritique : *Limacina inflata* (adultes) et *bulimoides*, *Creseis virgula*, *Styliola subula*, *Hyalocylix striata*, *Cavolinia longirostris angulata*, *inflexa* et *globulosa*, *Desmopterus papilio*, *Oxygyrus keraudreni*, *Protatlanta souleyeti*, *Atlanta peroni*, *inclinata*, *fusca* et *inflata*, *Firoloida demaresti*.

- Espèces rencontrées exclusivement au large : *Limacina lesueuri*, *Cuvierina columnella*, *Euctio pyramidata*, *Diacria quadridentata danae* (formes juvéniles) et *trispinosa*, *Cavolinia tridentata* et *gibbosa*, *Peraclis reticulata* et *moluccensis*, *Cymbulia* sp., *Corolla* sp. *Gleba cordata*, *Desmopterus gardineri*, *Spongiobranchaea australis*, *Notobranchaea macdonaldi*, *Thalassopterus zancleus*, *Hydromyles globulosa*, *Atlanta peresi*, *Pterotrachaea hippocampus*, *Cardiapoda placenta* et *richardi*.

Dans ce premier article nous traiterons de la répartition écologique des espèces holonéritiques et néritiques-internes. Ces espèces constituent le peuplement en Ptéropodes et en Hétéropodes des baies de la côte nord-ouest de Madagascar; cependant, certaines d'entre elles ont une répartition plus large, pouvant comprendre à certaines époques de l'année l'eau de surface au-delà du talus continental.

A-1. Creseis acicula Rang.

Cette espèce est abondante sur la totalité du plateau continental, et fréquente au large, quoique beaucoup plus dispersée. Les formes les plus jeunes ne sont abondantes en zone océanique qu'aux époques où une dérive de surface entraîne vers le large des éléments néritiques internes (FRONTIER, 1973, b); à l'opposé, les formes de grande taille sont beaucoup plus fréquentes au large que dans les baies. Il semble donc que la reproduction de l'espèce ait lieu pour la plus grande part en milieu néritique; à partir de celui-ci la population se dissémine vers le large.

A-1.1. ÉTUDE D'UNE RADIALE DE LA CÔTE AU LARGE (carte fig. 1). Une radiale joignant le fond de la baie d'Ambaro au talus continental a été effectuée à cinq époques de l'année différentes (FRONTIER et *al.*, 1971 et 1973 b). Il apparaît un cycle annuel d'abondance et de reproduction (fig. 2) : la population

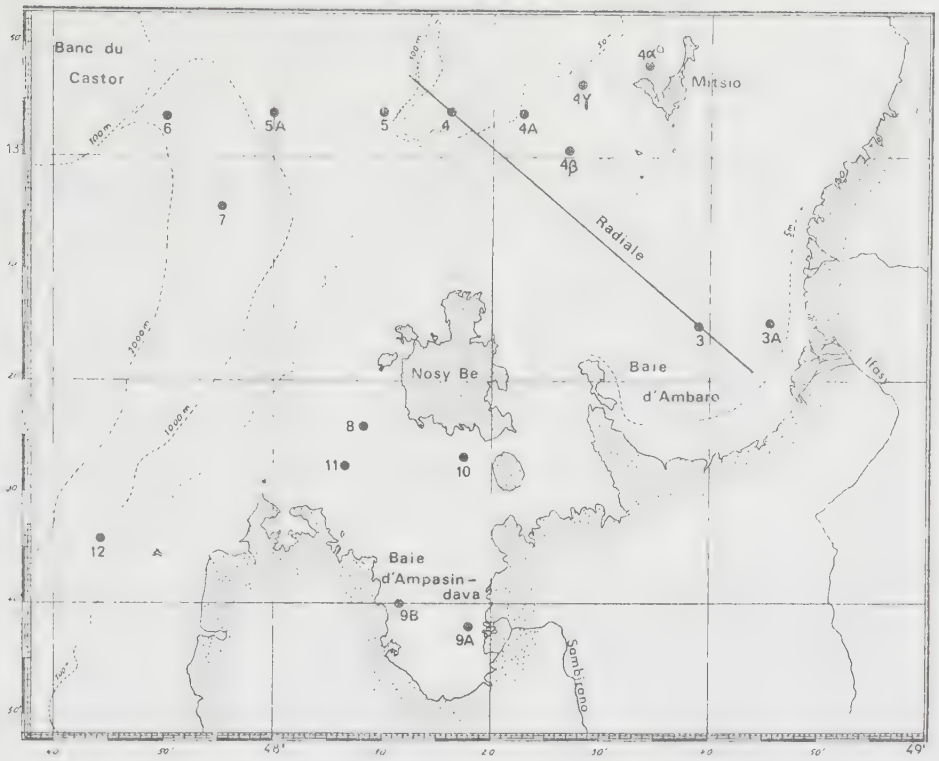


Fig. 1. – Carte des stations.

apparaît en janvier sur la moitié interne du plateau continental; elle devient considérable, atteignant des densités moyennes (1) de l'ordre de 1000 individus par mètre cube à la fin de la saison humide (mars), et s'étend alors au-delà du talus continental à la faveur de la dérive de surface. Il en est de même, à pareille époque, pour la population de jeunes et d'adultes; le maximum d'abondance semble se situer, pour tous les stades, vers le milieu du plateau continental. Une diminution de densité se manifeste à partir de mars (début de la saison sèche); en même temps, la population est progressivement refoulée en direction de la partie interne du plateau. Puis pendant toute la saison sèche et jusqu'en janvier, l'espèce n'est plus représentée que par une population modeste en zone néritique interne, et par quelques individus épars sur le reste du plateau et au large. Des concentrations côtières de véligères apparaissent en décembre, suite aux premières pluies importantes.

A-1.2. Répartition verticale. Des cycles nycthéméraux d'observations à différentes profondeurs ont été réalisés aux stations 3 (janvier et juillet 1968), 4 (septembre 1968) et 11 (août 1966, février, avril et octobre 1967). Ainsi qu'il a été constaté pour d'autres groupes (Frontier, 1973, b), les profils verticaux d'abondance obtenus aux différentes heures sont très irréguliers et reflètent la forte surdispersion des organismes. Cependant lors de trois séries d'observations (janvier à la station 3, février et octobre à la station 11) les profils moyens nocturnes et diurnes diffèrent dans un sens suggérant une tendance des organismes à effectuer une migration vers la surface pendant la nuit (fig. 3). Le cycle nycthéméral d'avril à la station 11 ne montre qu'une variation d'ensemble, sans doute fortuite, entre le jour et la nuit; les séries de juillet, août et septembre ne contenaient que de rares individus dispersés sur toute la colonne d'eau. Quoiqu'il en soit, la variation systématique d'abondance en fonction de la profondeur et de l'heure est généralement faible, et sans aucun doute négligeable en regard des variations saisonnières et géographiques que nous allons considérer maintenant.

A-1.3. Variations d'abondance en diverses stations néritiques et proche-océaniques. Une année d'observations mensuelles a été réalisée aux

(1) Les récoltes sont effectuées par trait oblique fond-surface.

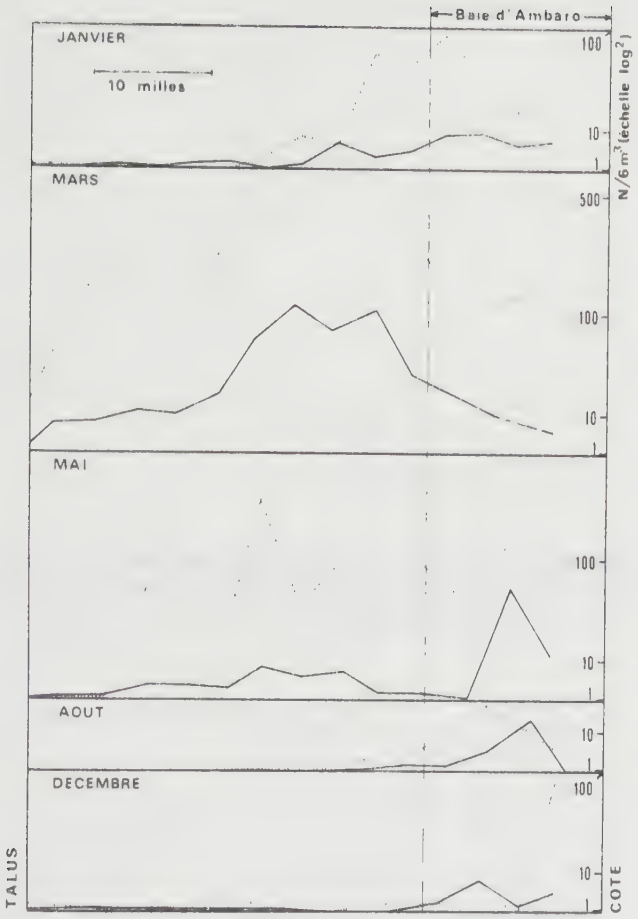


Fig. 2. — Radiale côte-talus continental : *Creseis acicula*. Trait pointillé : véligères ; trait plein : stades plus âgés.

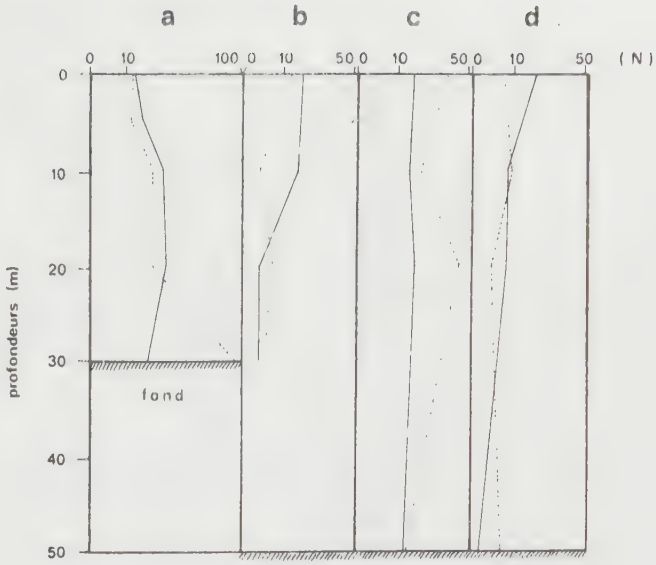


Fig. 3. — Répartitions verticales moyennes sur 24 à 48 heures de *Creseis acicula* : a : station 3, janvier 1968 ; b : station 11, février 1967 ; c : station 11, avril 1967 ; d : station 11, octobre 1967. — Trait plein : moyenne des stations de nuit ; trait pointillé : moyenne des stations de jour (N = nombre moyen d'individus par récolte - récoltes de 5 minutes au filet « Lucifer »).

stations 3 à 10, d'avril 1963 à mars 1964, suivie de près de deux ans de récoltes également mensuelles aux stations 3, 4 et 5 A (avril à août 1964) puis 3, 11 et 12 (septembre 1964 à janvier 1966). Les conditions générales de l'hydrologie et du zooplancton de surface ont été exposées précédemment (FRONTIER, 1966 c, 1970).

Les échantillonnages de plancton étaient effectués par traits horizontaux de filet aux immersions 2 et 10 m. Suite aux conclusions du paragraphe précédent, nous admettrons que les résultats obtenus à ces deux niveaux sont représentatifs de la répartition géographique et saisonnière des espèces. Ils recoupent d'ailleurs ceux fournis par l'étude de la radiale côte-large (1-1) et par l'étude du cycle annuel en baie d'Ambaro (1-4 ci-après), effectuées à partir de traits fond-surface.

Les valeurs moyennes d'abondance (1) aux différentes stations, au cours du cycle annuel 1963-1964 (moyennes effectuées sur les mois, et sur les deux immersions de récolte) peuvent se représenter sur un diagramme (fig. 4), où les stations sont disposées le long d'un axe en fonction de leur éloignement du talus continental. La carte des stations (fig. 1) montre que ces dernières constituent grosso-modo deux radiales, l'une allant de la baie d'Ambaro au banc du Castor (stations 3 A, 3, 4 α, β ou γ, 4, 4 A, 5, 5 A, 6 ; les deux premières stations étaient occupées le jour, les suivantes jusqu'à 5 A la nuit, la 6 à l'aube) ; l'autre allant de la baie d'Ampasindava au banc du Castor (station 6 occupée à l'aube, 7, 8, 9 B et 9 A occupées de jour) (2).

(1) Nous rappelons que toutes les statistiques sont effectuées après transformation log² sur les données de comptage (FRONTIER, 1969, 1971).

(2) L'horaire des stations, lié aux impératifs de la navigation, introduit une liaison entre l'alternance jour/nuit et la position géographique : les stations néritiques externes sont occupées la nuit dans la partie nord de la zone étudiée, le jour dans la partie sud ; les deux baies sont échantillonnées à des heures comparables, mais de jour seulement. Il sera donc souvent impossible de savoir au premier abord ce qui, dans une variation significative, revient à l'un et à l'autre des deux facteurs. Toutefois un recoupement avec les résultats d'autres séries de récoltes permettra parfois de trancher.

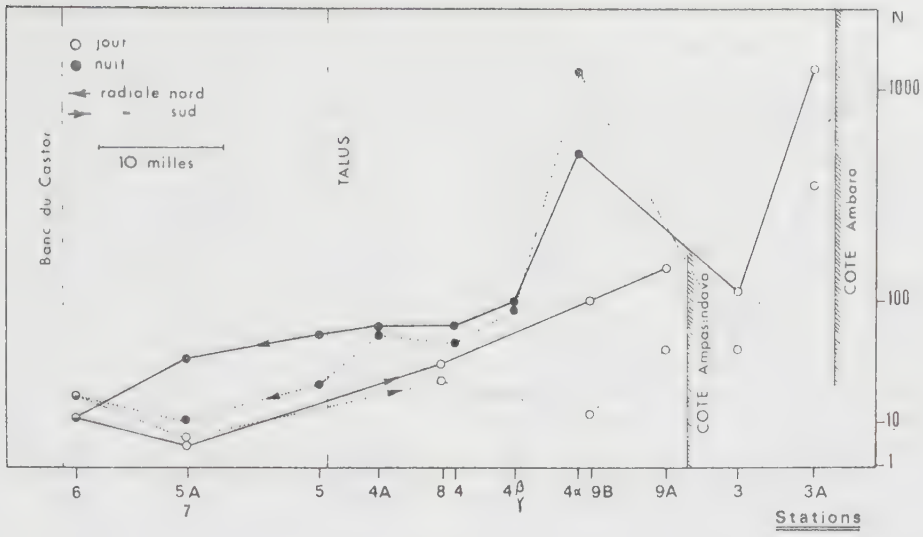


Fig. 4. — Variations d'abondance de *Creseis acicula* entre la côte et l'océan. Moyennes pour la période d'avril 1963 à mars 1964. Les stations sont disposées le long d'un axe suivant leur distance au talus continental (N = effectif moyen par récolte - traits de 5 minutes à 2 ou 10 m d'immersion au filet « Trégouboff »). Trait pointillé : véligères ; trait plein : stades plus âgés.

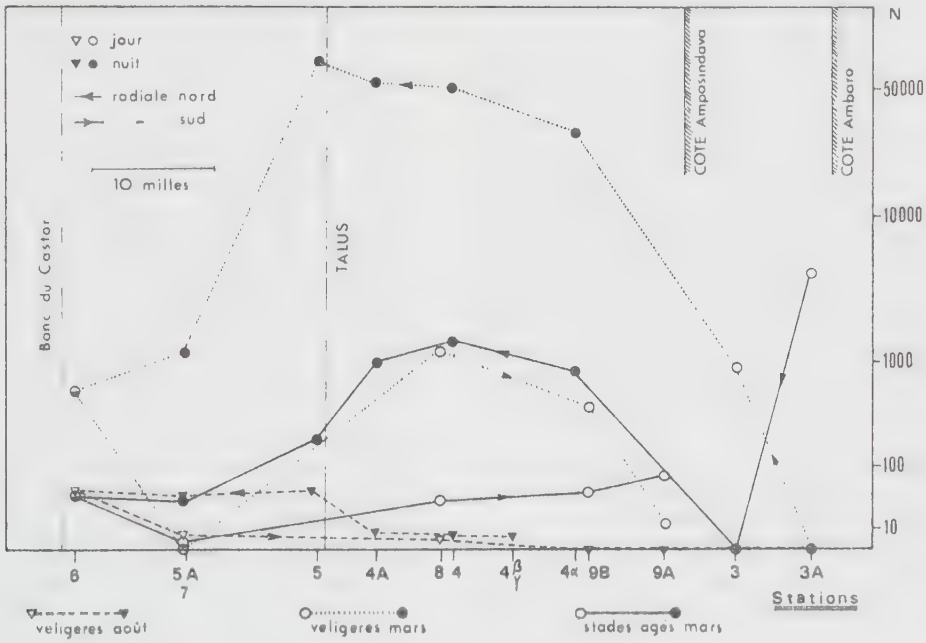


Fig. 5. — *Creseis acicula :* sorties d'août 1963 (tireté) et de mars 1964 (trait plein et trait pointillé). Abondances par récolte à 2 m d'immersion.

Le profil moyen annuel montre une diminution d'abondance de la côte vers le large, rapide sur la moitié interne du plateau continental, lente sur la moitié externe; l'abondance de l'espèce aux stations du proche large est peu différente de celle constatée sur la partie la plus externe du plateau. Les stations de jour et de nuit ont été distinguées, ainsi que l'abondance des véligères d'une part, des jeunes et adultes d'autre part. L'allure des variations le long du gradient côte-large est très voisine pour les deux catégories d'organismes. Les valeurs trouvées (de jour) aux stations 3 et 3 A semblent en continuité

avec ceux de la radiale sud, diurne, plutôt qu'avec ceux de la radiale nord, nocturne. Ce dernier fait, joint aux observations du paragraphe précédent, suggère que la différence entre les profils nord et sud reflète la migration nycthémérale (rappelons qu'il s'agit de récoltes près de la surface). On notera que les valeurs moyennes aux stations 9 A et 9 B (baie d'Ampasindava) sont nettement plus basses qu'aux stations 3 et 3 A (baie d'Ambaro) et semblent en rapport avec l'éloignement du talus continental plutôt qu'avec la proximité de la côte. La seconde baie étant plus proche du talus que la première, subit une influence du large plus grande sur l'ensemble de l'année. Par ailleurs, les deux baies diffèrent par le caractère de l'influence côtière, la baie d'Ampasindava ressemblant bien plus à une zone d'estuaire typique que la baie d'Ambaro, qui est un « estuaire diffus ». Il est donc naturel de constater dans ces deux baies des conditions écologiques et des peuplements planctoniques légèrement différents.

La densité élevée d'organismes à la station 4 α est un phénomène local. En effet cette station est située à l'ouverture de la rade de Nosy Mitsio et bénéficie des conditions écologiques propres au voisinage immédiat de la côte. Nous ne disposons malheureusement pas, dans le cadre de cette série d'observations, d'échantillons récoltés de nuit en-deçà de la station 4 α.

On note enfin une différence de comportement entre les véligères et les stades âgés au large, où les premières semblent se raréfier en moyenne plus vite que les seconds, et par ailleurs n'effectuent qu'une très faible migration nycthémérale. Ce dernier point est sans doute en relation avec le fait que les véligères sont en grande majorité apportées aux stations du proche large par la dérive des eaux néritiques (saison humide); cette dérive est limitée, au large, à une pellicule superficielle que les véligères semblent incapables de quitter.

Les résultats de la sortie du 24-27 mars (fig. 5, traits plein et pointillé) sont intéressants à considérer car l'espèce y est extrêmement abondante. La population montre un maximum de densité situé entre les îles Mitsio et le talus continental (récoltes de nuit). Les véligères sont encore extrêmement abondantes à la station 5, mais en surface seulement ainsi que nous venons de l'indiquer : 68000 individus dans un trait de 5 minutes en surface, 780 à 10 m. La dérive superficielle et la stratification sont particulièrement marquées à cette époque : on note des salinités de 33,83 ‰ en surface, 34,09 à 10 m valeurs très faibles pour cette station —, 34,98 à 30 m. L'absence de jeunes et d'adultes à la station 3 est sans doute fortuite (plancton particulier, lié à la présence d'un « bloom » phytoplanctonique). La migration nycthémérale, si on lui attribue la différence constatée entre les profils nord et sud, est ici particulièrement accusée; mais il se peut que l'influence géographique intervienne également.

A l'autre pôle du cycle annuel, le mois d'août se caractérise par une pauvreté générale de l'espèce tant au large que sur le plateau. On note cependant la présence de véligères aux stations du large, alors que les stations néritiques n'en contiennent pas (fig. 5, trait interrompu), ce qui suggère l'existence d'une petite population pouvant se reproduire en milieu océanique, suivant un cycle annuel indépendant de celui constaté en milieu néritique.

Un cycle saisonnier se manifeste clairement en zone néritique externe (fig. 6, trait plein). Le rythme, au premier examen, semble varier d'une année à l'autre. Il est cependant possible d'en rendre compte à partir d'un cycle annuel comprenant une période de forte abondance, allant de janvier ou février à avril ou mai, et une période de rareté générale pouvant néanmoins présenter des pics d'importance secondaire (septembre, novembre-décembre); ces pics peuvent fusionner entre eux et avec le développement principal, ce qui permet d'interpréter les variations annuelles. Il s'agit bien sûr d'hypothèses, trois ans d'observations en une station isolée ne pouvant apporter de certitude.

Les stations néritiques internes (3, 3 A, 9 A, 9 B) montrent des fluctuations d'abondance extrêmement marquées, dans lesquelles il est difficile d'apercevoir un rythme quelconque (fig. 6, traits interrompu et pointillé). Il faut y voir l'effet d'une extrême surdispersion (animaux répartis en essaims denses dans les zones où ils sont abondants), qui masque complètement, à notre échelle d'observation, les variations de type saisonnier.

A-1.4. Étude d'un cycle annuel en baie d'Ambaro. Nos observations sur le plateau continental et le proche large dans un rayon de 50 milles autour de Nosy-Bé, ont été complétées par l'étude approfondie d'une baie pendant une année complète. Vingt quadrillages de 44 stations ont été effectués en baie d'Ambaro entre novembre 1968 et décembre 1969 (1).

L'évaluation de la quantité totale d'organismes dans la baie (2) aboutit à la description d'un cycle d'abondance particulièrement net (fig. 7 a). Une période d'abondance va d'octobre à juin, et comprend

(1) Pour les conditions générales d'exécution de ce programme, et les premiers résultats d'ensemble : voir Frontier, 1971, 1972 et 1973 b.

(2) Quantités totale évaluées à partir des cartographies d'abondance, suivant une méthode planimétrique exposée ailleurs (Frontier, 1972). Les récoltes de plancton étant faites par traits obliques fond-surface, intègrent la variation verticale.

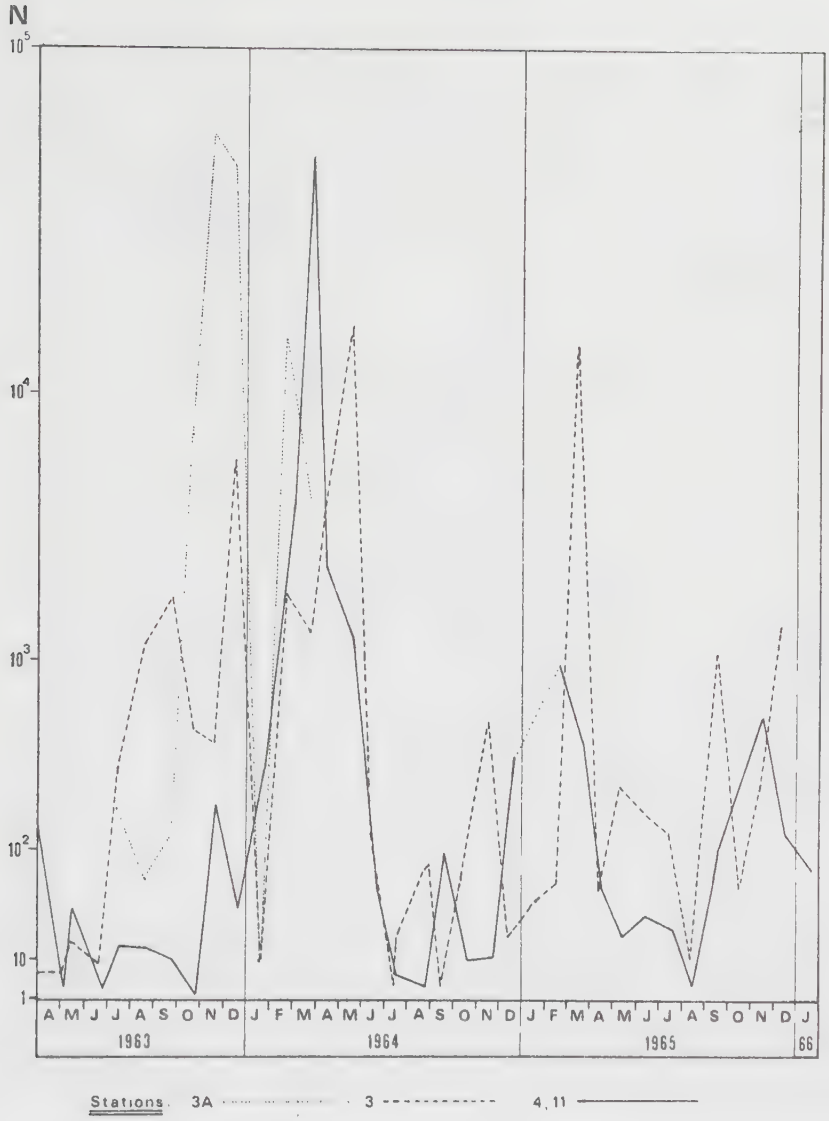


Fig. 6. — *Creseis acicula :* abondances mensuelles aux stations 3, 3A, 4 et 11. N = moyennes des effectifs des récoltes à 2 et 10 m.

deux maxima : l'un en janvier, l'autre en mai, séparés par une diminution d'abondance en février et mars. La population est beaucoup plus pauvre entre juillet et septembre (1).

Le phénomène du double maximum a déjà été observé, dans les mêmes conditions, pour les Cladocères (Frontier, 1973 b) mais avec un calendrier différent : maximum en février-mars et en juin-juillet, diminution d'intersaison en mai. Nous n'avions trouvé à cette particularité aucune explication écologique certaine.

Le foisonnement de *Creseis acicula* commence en octobre, c'est-à-dire au début du réchauffement annuel mais avant l'apparition des pluies. Le pic d'octobre est suivi d'un ralentissement, constatable sur l'ensemble de la baie. La population recommence à croître en décembre, au moment des premières fortes pluies. La diminution de fin de saison humide semble correspondre à une dessalure excessive du milieu, la remontée de mai-juin faisant suite au tarissement des apports d'eau douce et à l'augmentation de la salinité dans la baie. Contrairement

(1) Il s'agit ici du nombre total d'organismes, quel que soit le stade de croissance. En effet dans les récoltes, fréquentes, où l'espèce est très abondante la forte proportion de coquilles jeunes et adultes à extrémité brisée rend impossible un dénombrement séparé des véligères : ces dernières sont indiscernables au premier abord de l'extrémité détachée d'une coquille plus âgée.

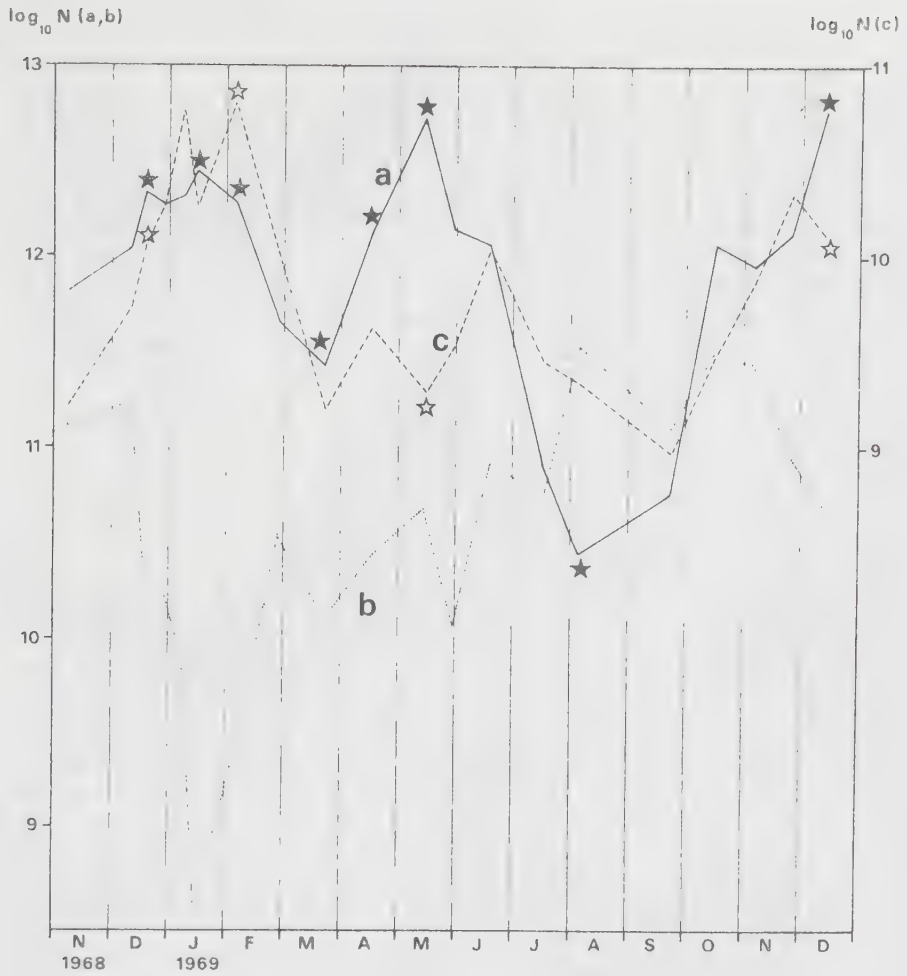


Fig. 7. — Cycle annuel en baie d'Ambaro : variations du nombre d'organismes estimé sur l'ensemble de la baie. a (trait plein) : *Creseis acicula* ; b (trait pointillé) : *Creseis chierchiae* ; c (tireté) : *Pneumodermopsis sp.* Les étoiles indiquent les quadrillages dont la cartographie a été représentée aux figures 8 (étoiles noires) et 15 (étoiles blanches).

au cas des Cladocères, le second maximum ne semble pas coïncider avec l'eutrophisation secondaire du milieu, qui n'est effective au fond de la baie que plus tard dans la saison sèche; par ailleurs le processus d'eutrophisation progresse du large vers la côte, alors que le repeuplement de mai en *Creseis acicula* débute, ainsi que nous allons le voir, en face de l'embouchure des rivières.

Les zones d'abondance maximale lors des divers quadrillages semblent se centrer assez précisément sur des points situés en face des débouchés des principales rivières : rivières Ambazoana (A) et Bedradraka (A′) au sud de la baie; important delta de l'Ifasy à l'est (B); delta de la Mahavavy au nord, en dehors de la zone étudiée, origine probable des hautes densités de population observées dans l'angle nord-est (C). Le peuplement de l'ensemble de la baie semble provenir d'une dissémination à partir de ces trois (ou quatre) foyers principaux, dont l'importance relative varie d'un quadrillage au suivant, sans doute en fonction des variations de débit des rivières respectives. De novembre à janvier les trois foyers fonctionnent ainsi alternativement. La chute d'abondance de fin de saison humide se fait sentir dès le quadrillage du 4 février, où des densités élevées ne s'observent qu'en C. Le repeuplement commence à se manifester fin mars à partir de A′, puis en avril à partir de C, alors qu'un appauvrissement apparaît en face de l'embouchure de l'Ifasy (B). En mai et juin le foyer A′ fonctionne seul. Jusqu'en septembre la population est pratiquement limitée par l'isobathe 10 m, puis un maximum éphémère en octobre est dû à l'activité des foyers A et A′. En décembre l'enrichissement provient de toute évidence de

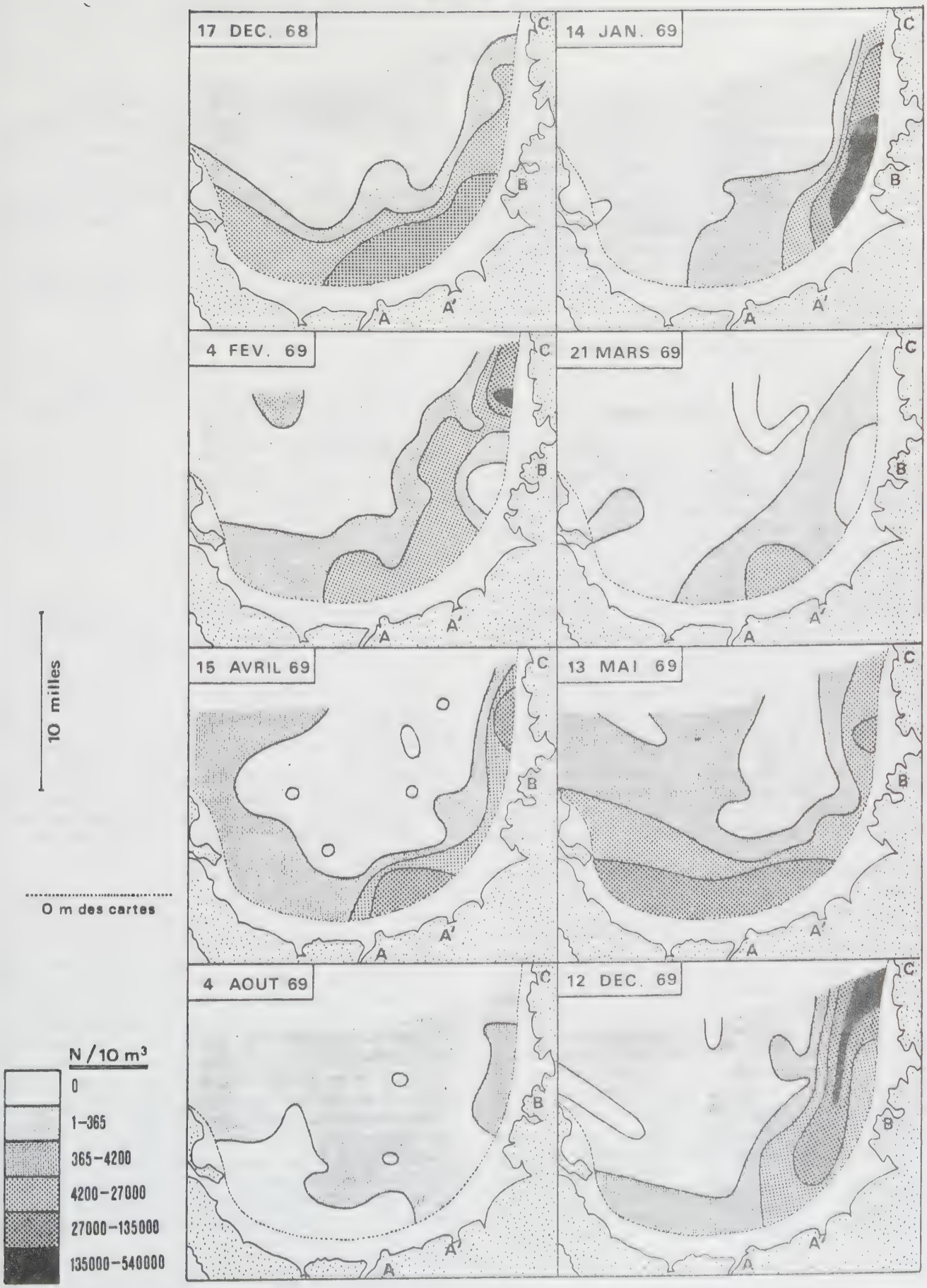


Fig. 8. — Répartitions de *Creseis acicula* en baie d'Ambaro à quelques dates du cyle annuel 1968-1969.

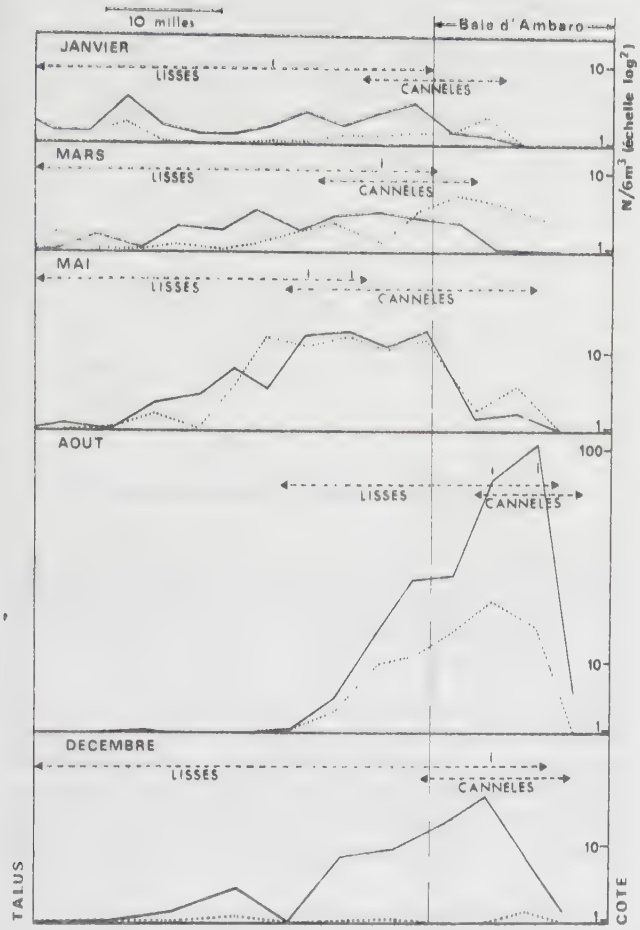


Fig. 9. — Radiale côte-talus continental : *Creseis chierchiae*. Trait pointillé : véligères ; trait plein : stades plus âgés. L'extension des formes à coquille lisse et cannelée a été indiquée, ainsi que la présence de formes intermédiaires (I).

l'activité du foyer C, dont l'influence s'étend loin vers le sud grâce, semble-t-il, à un courant côtier. Les observations ont malheureusement été interrompues à cette date. Nous n'avons pas pu disposer de données débimétriques concernant les différentes rivières, et qu'il eût été intéressant de comparer aux répartitions d'organismes planctoniques. Nous ne disposions pas non plus de données phytoplanctologiques. Le déterminisme du déclenchement des multiplications intenses de l'espèce reste donc à découvrir, quoiqu'il soit à peu près certain que les rivières jouent un rôle fondamental. En tout état de cause le développement d'octobre reste paradoxal puisqu'il ne correspond à aucun apport d'eau douce : peut être est-il alors dû, avec un certain temps de latence, à l'eutrophisation secondaire atteignant le fond de la baie dans la seconde moitié de la saison sèche.

Il semble que la plupart des individus disparaissent entre juin et septembre. Cela semble confirmé par l'absence presque absolue d'individus de grande taille dans les baies, alors que les tailles supérieures à 15 mm sont couramment rencontrées au large. L'homogénéisation saisonnière du milieu paraît être un phénomène brutal, ayant des conséquences catastrophiques sur les populations en place (de même, d'ailleurs, que l'apparition des premières pluies abondantes). Par contre un petit contingent de formes jeunes peut être entraîné au largel ors de la dérive de saison humide, et s'adapter aux conditions du milieu océanique.

A-2. Creseis chierchiae Boas.

Cette petite espèce est plus typiquement néritique que la précédente; elle n'est capturée qu'exceptionnellement au delà du talus.

Dans une note précédente (Frontier, 1965) nous avions signalé l'existence de deux formes : l'une à coquille lisse, l'autre à coquille cannelée transversalement et plus mince, ainsi que de formes intermédiaires moins fréquentes. Il s'avère que ce polymorphisme coïncide avec des répartitions écologiques différentes.

A-2.1. Étude d'une radiale côte-large (fig. 9). Un cycle annuel apparaît nettement dans les variations d'abondance de l'espèce. Il semble débuter à la fin de la saison humide (mars) : les véligères deviennent nombreuses, localisées à la moitié interne du plateau continental à l'exception de quelques individus entraînés jusqu'au talus par la dérive de surface. L'ensemble de la population croît ensuite jusqu'à atteindre un maximum vers le milieu de la saison sèche; en même temps, elle se trouve refoulée à l'intérieur de la baie, vraisemblablement en raison des arrivées d'eau océanique sur le plateau. A la fin de novembre (la dernière radiale est exécutée un 1er décembre) les véligères ont pratiquement disparu du milieu. La population âgée se maintient encore, se dispersant en direction du large à mesure que s'atténue l'influence océanique, puis semble s'effondrer au début de la saison humide.

On remarque, aux périodes d'abondance, un parallélisme entre les répartitions des véligères et des stades plus âgés, dont les comportements écologiques paraissent en tous points identiques. Il semble y avoir une seule période de reproduction intense dans l'année, limitée à la saison sèche; peu d'adultes par ailleurs subsistent d'une année sur l'autre.

Sur la figure 9 on a également porté l'extension radiale, à chaque date d'observation, des formes à coquille lisse et à coquille cannelée. Il apparaît

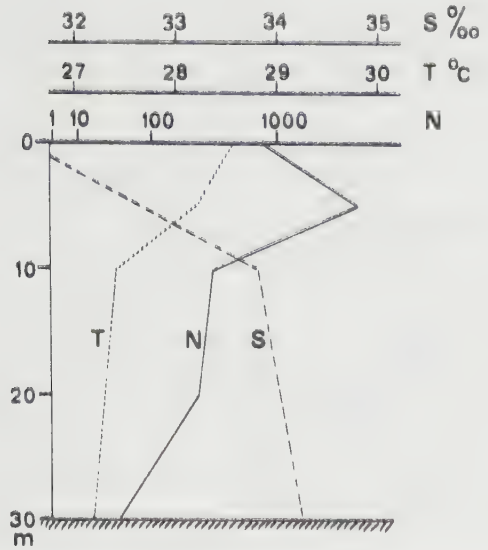


Fig. 10. — Répartition verticale moyenne de *Creseis chierchiae* pendant le cycle nycthéméral de janvier 1968 à la station 3 (N = nombre moyen d'individus par récolte - traits de 4 minutes au filet « Lucifer ». Profils hydrologiques : T, S.

que la seconde est beaucoup plus néritique que la première; celle-ci atteint au contraire le talus continental, sauf en août lorsque la population dans son ensemble est refoulée en direction de la côte. Les aires de répartition des deux formes se recouvrent dans la partie médiane du plateau; c'est à ce niveau que l'on rencontre des formes intermédiaires (« i » sur la figure 9). Il est légitime de considérer que la forme « cannelée » de *Creseis chierchiae* est néritique interne, alors que la forme « lisse » est holonéritique.

L'homogénéité constatée dans l'évolution annuelle de la population suggère que ce polymorphisme est phénotypique, et lié au gradient de conditions physicochimiques entre la côte et le talus, plutôt que génotypique.

A-2.2. Répartition verticale. Les cycles d'observations aux stations 3, 4 et 11 ne permettent de mettre en évidence aucune migration nycthémérale. Les profils moyens sont plus irréguliers que pour l'espèce précédente; seul celui de janvier à la station 3 montre un fort maximum près de la surface, et une raréfaction vers le fond — phénomène en rapport avec la stratification accentuée de la couche d'eau à cette époque (fig. 10) : l'espèce semble éviter les couches profondes dans lesquelles se produit, du fait de la circulation « estuaire », une arrivée d'eau océanique.

A-2.3. Variations d'abondance en diverses stations néritiques et proche-océaniques. On constate (fig. 11) une décroissance régulière de la côte vers le large. Mais l'espèce, contrairement à la précédente, ne forme jamais de grosses concentrations près de la côte (les récoltes contenant plus de 1000 individus sont exceptionnelles; l'effectif

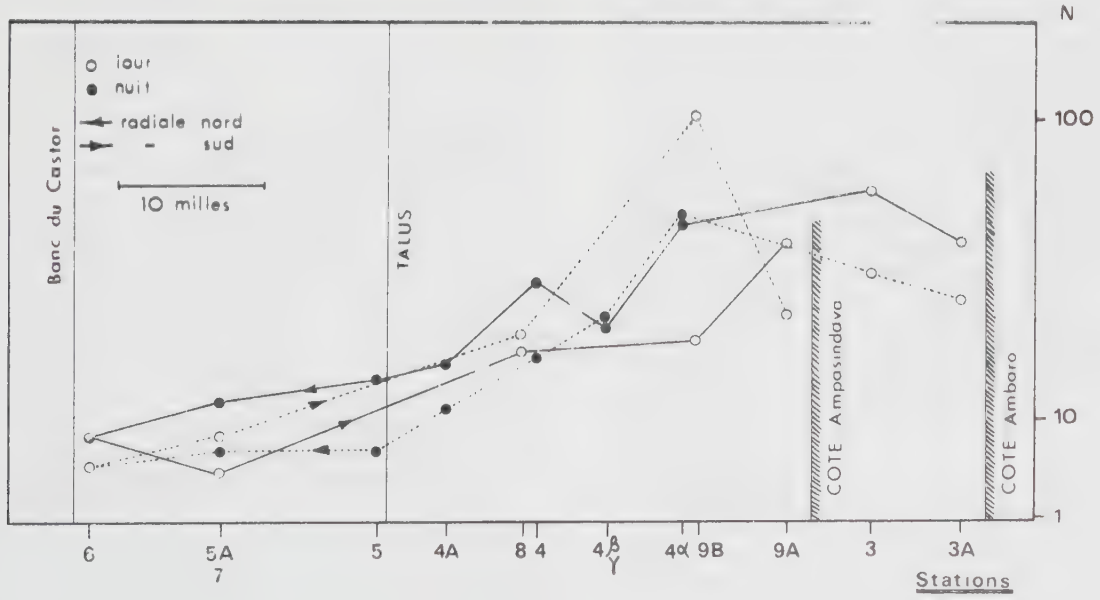


Fig. 11. — Variations d'abondance de *Creseis chierchiae* entre la côte et l'océan. Moyennes pour la période avril 1963-mars 1964. Les stations sont disposées le long d'un axe suivant leur distance au talus continental. N = effectif moyen par récolte (traits de 5 minutes à 2 ou 10 m d'immersion, au filet « Trégouboff »). Trait pointillé : véligères ; trait plein : stades plus âgés.

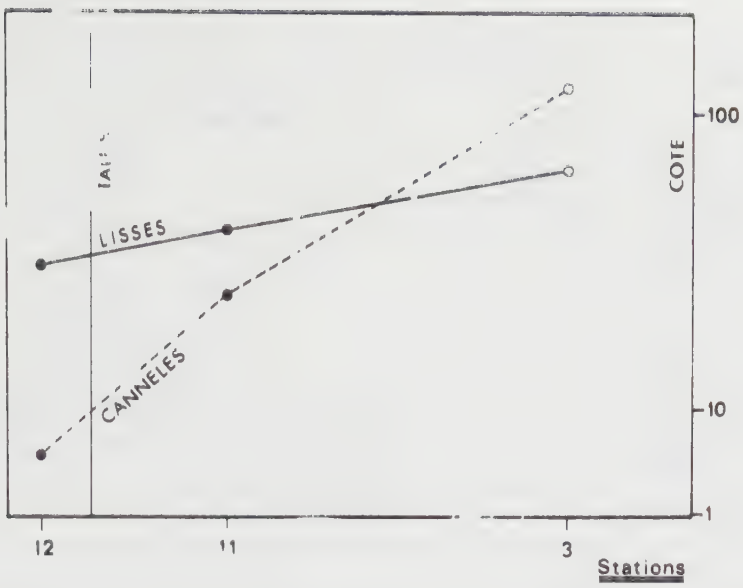


Fig. 12. — Variations d'abondance des formes « lisse » et « cannelée » de *Creseis chierchiae*. Moyennes pour la période de septembre 1964 à janvier 1966. Les conditions de récoltes sont les mêmes que pour les données de la figure 11.

maximum rencontré est de 9800 véligères à la station 9 B en novembre 1963).

Le profil moyen annuel révèle, en zones néritique externe et proche océanique, une différence faible mais significative entre la radiale nord (nuit) et la radiale sud (jour) : la différence est de sens inverse pour les véligères et pour les stades âgés. Il n'est pas possible de savoir si cette variation est due à une migration nycthémérale, qui n'avait pas pu être mise en évidence par des cycles nycthéméraux mais aurait pu être décelable à l'échelle de l'année, ou à l'effet géographique. On peut cependant remarquer que les véligères sont systématiquement plus abondantes en baie d'Ampasindava qu'en baie d'Ambaro (c'est la situation inverse qui se produisait pour l'espèce précédente), et cette particularité pourrait se répercuter sur les zones qui, de par la topographie, se trouvent sous l'influence respective des deux baies. Il reste que cette différence pourrait n'être due qu'aux aleas de l'échantillonnage mensuel de stations éloignées.

La différence de « comportement » entre les stades juvéniles et âgés (différence qui apparaît non seulement sur le profil annuel moyen, mais lors de la plupart des sorties considérées isolément) reste problématique.

Les formes « lisse » et « cannelée » se répartissent conformément au schéma dégagé plus haut. Un profil moyen obtenu à partir des stations 3, 11 et 12 pour la période de septembre 1964 à janvier 1966 (fig. 12) montre une décroissance vers le large beaucoup plus rapide pour la seconde forme que pour la première. La présence de coquilles cannelées au-delà du talus n'est constatée qu'à l'époque du maximum de la dérive vers le large, et strictement en surface.

Les fluctuations d'abondance aux stations individuelles (fig. 13) apparaissent assez signifiantes pour 1963 et 1964, mais deviennent beaucoup plus confuses la troisième année. Rappelons que l'année 1965 s'était montrée assez aberrante du point de vue des variations saisonnières de l'ensemble du zooplancton (FRONTIER, 1970) : l'oligotrophisation du milieu néritique, consécutive à son homogénéisation, semble s'être produite d'une façon plus atténuée que les autres années (surtout qu'en 1964), de sorte que beaucoup de formes typiquement néritiques montrent, lors de la saison sèche 1965, une diminution d'effectif moins importante qu'habituellement. C'est précisément ce que l'on observe pour *Creseis chierchiae*. Pour *Creseis acicula*, espèce moins strictement néritique, l'année 1965 ne présente pas de singularité, ce qui tendrait à démontrer que pour cette espèce la diminution de la population en saison sèche est intrinsèque alors qu'elle est directement déterminée par l'arrivée d'eau océanique chez *C. chierchiae*.

La période d'avril 1963 à mars 1964 est marquée par l'alternance d'une période d'abondance et d'une période de rareté pour *Creseis chierchiae*, sur l'ensemble du plateau, mais on observe un décalage chronologique entre les stations néritiques externes et internes : le développement de la population commence beaucoup plus tôt aux stations 4, 8, 11

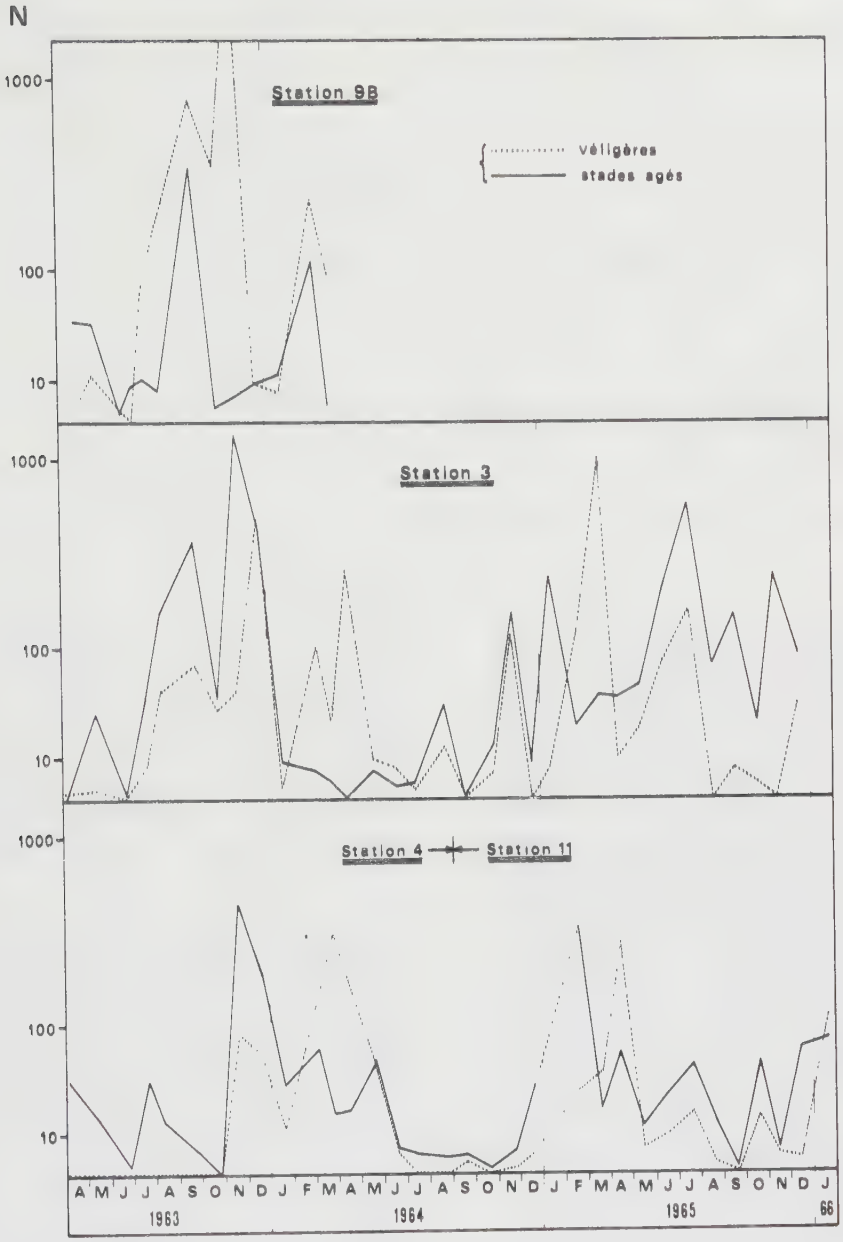


Fig. 13. — *Creseis chierchiae:* abondances mensuelles aux stations 9A, 3, 4 et 11. N = moyennes des effectifs des récoltes à 2 et 10 m.

qu'aux stations 3 et 9. On constate par ailleurs, à toutes les stations, une chute catastrophique en décembre ou janvier suivie d'une reprise de croissance se prolongeant jusqu'en mai. L'absence de formes âgées à la station 3 entre février et mai 1964 est sans doute fortuite. Par contre la reprise tardive (novembre, au lieu d'août-septembre), à la fin de la seconde saison sèche observée en zone néritique interne, est sans doute liée à l'intensité de la pénétration de l'eau océanique en 1964. Remarquons enfin que la chute de population caractérisant la saison sèche est maximale aux stations néritiques externes (et en 1964), atténuée aux stations 3 et 9 B, et ne s'observe pas aux stations plus côtières 3 A et 9 A.

Le remplacement mutuel des formes lisse et

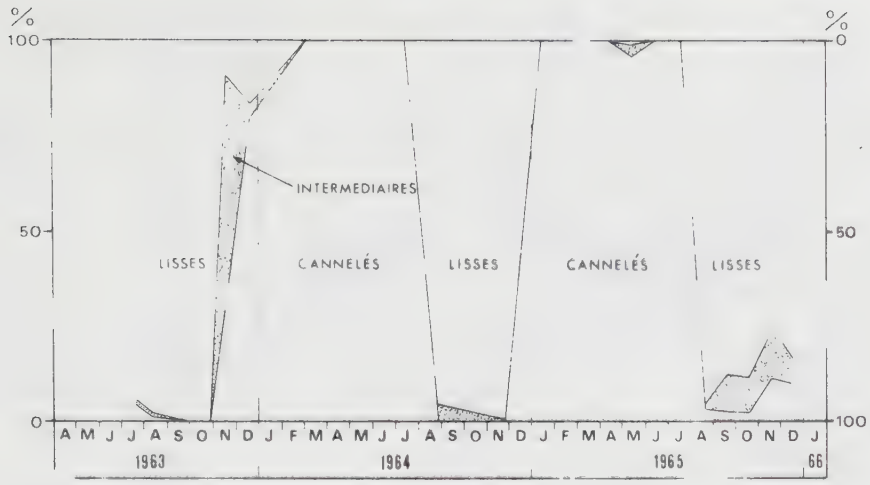


Fig. 14. — Pourcentages de formes « lisses », « cannelées » et « intermédiaires » de *Creseis chierchiae* à la station 3 en 1963-1965.

cannelée peut être suivi à la station 3 — station à laquelle se fait le plus nettement sentir l'alternance de l'influence côtière et de l'influence océanique. Les changements de population ont lieu de façon brutale en août et novembre : les formes lisses dominent à près de 100 % d'août à novembre, laissant la place aux formes cannelées le reste de l'année (fig. 14). La présence d'un petit pourcentage de formes intermédiaires tempère un peu le phénomène.

A-2.4. Étude d'un cycle annuel en baie d'Ambaro. Le nombre total d'organismes contenus dans la baie montre (fig. 7 b) une diminution catastrophique au moment des premières fortes pluies (décembre-janvier) — phénomène déjà remarqué en 1963-65. Il se produit là un déséquilibre du milieu, déjà signalé au sujet des variations d'abondance de *Penilia* (Frontier, 1973 b). Dès février il se produit une remontée rapide, à la suite de laquelle la population croît plus lentement jusqu'à un maximum situé en juillet-août. Ce profil ne ressemble donc pas (sauf pour ce qui est de la chute de densité en décembre-janvier) à celui montré par la station 3 située à la limite extérieure de la baie. L'échantillonnage réalisé en baie d'Ambaro lors de ces quadrillages représente une situation en moyenne plus côtière que la station 3; la diminution de saison sèche n'apparaît pas, ainsi qu'il avait été constaté aux stations 3 A et 9 A.

En conclusion l'espèce subit : (a) d'une part sur l'ensemble du plateau une diminution brutale de densité en début de saison des pluies; (b) d'autre part une diminution de saison sèche, d'autant plus marquée et d'autant plus durable que la pénétration d'eau océanique est plus importante : maximale en 1964 pour l'ensemble des trois années consécutives étudiées ci-dessus; par ailleurs maximale en zone néritique externe, plus atténuée à l'ouverture des baies, inobservable à l'intérieur des mêmes baies. D'autre part la présence d'individus en surface aux stations du large est strictement liée à la dérive superficielle de l'eau néritique, maximale en fin de saison humide. Bien que fortement traumatisée par les premières dessalures de l'année, *Creseis chierchiae* peut donc être considérée comme une espèce indicatrice du peuplement néritique (et, en ce qui concerne la forme cannelée, du peuplement néritique interne). En dehors de l'influence océanique (c'est à dire à l'intérieur des baies) le maximum du développement se situe en saison sèche; mais l'espèce est extrêmement sensible à une pénétration d'eau du large dans le milieu, d'où, lors de cette même saison sèche, un dépeuplement des parties externes du plateau. Remarquons que cette sensibilité aux apports océaniques avait également été constatée lors du cycle nycthéméral de janvier 1968 à la station 3, où l'espèce évitait les couches profondes siège d'un courant du large vers la côte.

La cartographie des abondances aux différentes dates révèle une « patchiness » importante, et des gradients occasionnels sans doute fortuits (Frontier, 1972). Nous ne la représenterons pas ici.

Les individus capturés en baie d'Ambaro lors des quadrillages sont généralement à coquille cannelée. Cependant, en août, des formes lisses apparaissent en une station de l'angle nord-ouest de la baie; en septembre et octobre la population est presque uniquement composée de formes lisses; le pourcentage de formes cannelées recommence à augmenter au début de novembre; et en décembre toutes les coquilles sont cannelées. Les phénomènes sont donc identiques à ceux observés sur trois ans à la station 3.

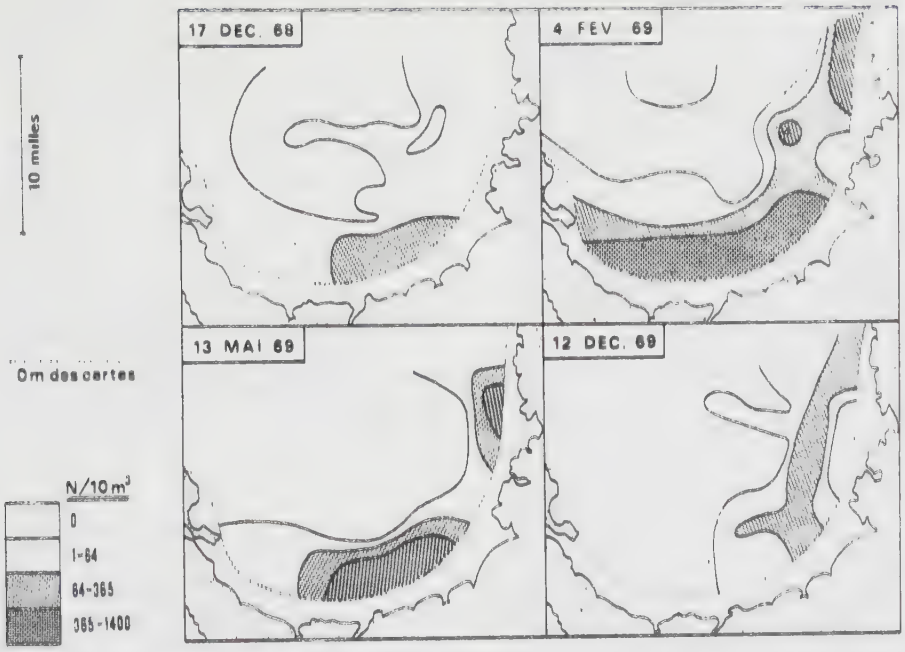


Fig. 15. — Répartition de *Pneumodermopsis sp.* en baie d'Ambaro à quelques dates du cycle annuel 1968-1969 (comparer à la répartition de *Creseis acicula* aux mêmes dates : fig. 8).

A-3. Pneumodermopsis sp.

Ce petit Gymnosome (l'espèce n'a pas été déterminée) se rencontre sporadiquement sur l'ensemble du plateau continental, et plus régulièrement très près de côte dans les baies. Les quadrillages de la baie d'Ambaro montrent une correspondance remarquable entre les répartitions de cette espèce, aux époques où elle forme des concentrations, et celles de *Creseis acicula* (fig. 15). SENTZ-BRACONNOT (1965) signale en Méditerranée le rôle prédateur de *Pneumodermopsis paucidens* vis à vis des *Creseis*. La même relation trophique a sans doute lieu ici.

Le nombre total d'organismes dans la baie montre un cycle annuel (fig. 7 c) comprenant un maximum principal coïncidant avec le premier maximum de *Creseis acicula* et légèrement décalé, et un maximum atténué à la fin du second maximum de *Creseis* (juin).

A-4. Atlanta gaudichaudi Souleyet.

Cette espèce moyennement abondante est un élément très régulier du plancton néritique, mais n'est pas pour autant caractéristique de ce plancton puisqu'on le rencontre au large aussi fréquemment, quoiqu'en moindre abondance. En fait, plusieurs années d'observations n'ont pas permis de découvrir une tendance nette dans la répartition horizontale et verticale de l'espèce. On n'observe pas non plus de répartition significative du pourcentage de véligères ; l'espèce semble se reproduire partout.

L'étude de la radiale côte-océan (FRONTIER et *al.*, 1971) montre une diminution d'abondance sur l'ensemble du plateau continental en saison sèche, et le profil de début décembre suggère un repeuplement à partir du large. Mais cette unique série de récoltes ne saurait autoriser une conclusion.

L'abondance générale subit des variations saisonnières importantes, identiques aux différentes stations à la variabilité aléatoire près. Deux séries de récoltes fournissent une image claire de ces variations :

(a) La moyenne pour chaque mois des abondances de l'espèce dans les différentes récoltes effectuées au-dessus du plateau continental et au proche large (fig. 16). On observe une période d'abondance allant de décembre à mai, suivie d'une période de raréfaction. Toutefois la saison sèche 1965 se singularise, ainsi que nous avons eu l'occasion de le signaler : la rareté de l'espèce n'est effective qu'en août et septembre ; en juin juillet d'une part, octobre et novembre d'autre part la population est abondante, mais il s'agit essentiellement de véligères et d'individus très jeunes, alors que les stades plus âgés se trouvent aussi raréfiés que les autres années à pareille époque. On rapprochera évidemment

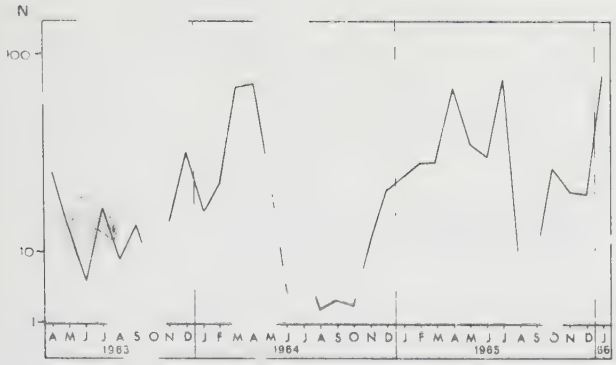


Fig. 16. — Variations d'abondance d'*Atlanta gaudichaudi* aux stations du plateau continental et du proche large entre avril 1963 et janvier 1966. N = nombre moyen d'individus par récolte.

cet accident de la faible oligotrophisation du milieu néritique lors de la saison sèche 1965, et l'on peut penser que seuls les stades les plus jeunes, qui s'alimentent de phytoplancton et de microzooplancton, sont affectés par la pénétration d'eau océanique au-dessus du plateau. Les formes plus âgées sont carnivores, vagiles, et adaptées aussi bien aux conditions océaniques qu'aux conditions néritiques; leur disparition à partir de mai est donc plus vraisemblablement un phénomène biologique intrinsèque (n'empêchant pas, apparemment, les adultes survivants de pondre, ce qui explique l'apparition des populations de véligères quand les conditions trophiques sont favorables à ces dernières).

(b) Le cycle annuel en baie d'Ambaro (fig. 17) montre une augmentation rapide du nombre d'individus en novembre-décembre, puis un palier, se prolongeant jusqu'en juillet. L'effectif est par contre très faible d'août à octobre. La proportion de véligères est en général de l'ordre de 50 à 70 %; toutefois elle atteint 85 ou 90 % d'une part fin décembre, d'autre part en juin-juillet : comme sur l'ensemble du plateau en 1965, le maintien d'une densité importante en juin et juillet reflète l'abondance des véligères et des individus très jeunes. Ceux-ci ne disparaissent qu'en août, lorsque la pénétration d'eau océanique atteint la baie et que le phytoplancton et les populations d'animaux de petite taille (tels que les Cladocères) s'effondrent.

En conclusion, seules les classes les plus jeunes constitueraient une population de type néritique sans doute fortement dépendante de la présence d'un phytoplancton et d'un microzooplancton abondants.

Cependant la présence régulière de l'espèce à tous ses stades de croissance aux stations les plus éloignées de la côte (station 13) et dans des conditions telles que le peuplement à partir du plateau continental apparaît fortement improbable, indique l'existence d'une population entièrement adaptée aux conditions du large. Il est actuellement impossible de savoir si la population néritique et la population océanique d'*Atlanta gaudichaudi* sont séparées génétiquement. Il semble bien exister une légère différence morphologique; une étude biométrique serait d'un certain intérêt mais n'a pas été effectuée.

Manuscrit reçu au S.C.D. le 22 février 1973.

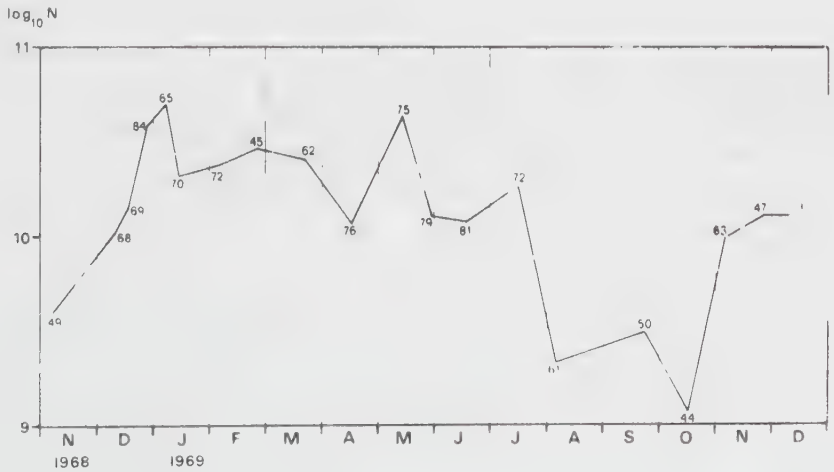


Fig. 17. — Cycle annuel en baie d'Ambaro : variations du nombre d'individus d'*Atlanta gaudichaudi* estimé pour l'ensemble de la baie. Les nombres portés le long de la courbe indiquent le pourcentage de véligères [illegible] les quadrillages.

BIBLIOGRAPHIE

FRONTIER (S.), 1963. — Hétéropodes et Ptéropodes récoltés dans le plancton de Nosy-Bé. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.* **1** (6) : 213-227.

FRONTIER (S.), 1965. — Le problème des *Creseis*. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, **3** : 11-18.

FRONTIER (S.), 1966 a. — Liste complémentaire des Ptéropodes du plancton de Nosy-Bé (Madagascar). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, **4** (2) : 141-146.

FRONTIER (S.), 1966 b. — Notes morphologiques sur les *Atlanta* récoltées dans le plancton de Nosy-Bé (Madagascar). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, **4** (2) : 131-140.

FRONTIER (S.), 1966 c. — Zooplancton de la région de Nosy-Bé. I. Programme des récoltes et techniques d'étude. II. Plancton de surface aux stations 5 et 10. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, **4** (3) : 3-37.

FRONTIER (S.), 1969. — Sur une méthode d'analyse faunistique rapide du zooplancton. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **3** (1) : 18-26.

FRONTIER (S.), 1970. — Zooplancton de la région de Nosy-Bé. IV. Plancton de surface aux stations 3, 4 et 11. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, **8** (2) : 3-17.

FRONTIER (S.), PETIT (D.), BOUR (W.), 1971. — Zooplancton d'une baie eutrophique tropicale. IV. Situation écologique de la baie : étude d'une radiale côte-océan. *Doc. Sci. Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé*, n° **24**, *multigr.*, p. 25-38, 37 pl.

FRONTIER (S.), 1971. — Zooplancton d'une baie eutrophique tropicale. V. Étude statistique de la microdispersion de plancton. *Doc. Sci. Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé*, n° **24**, multigr. p. 55-95, 12 pl.

FRONTIER (S.), 1972. — Zooplancton d'une baie eutrophique tropicale. VI. Répartition spatiale et annuelle de quelques taxons. Première partie : Cladocères, Euphausiacés et Mollusques. *Doc. Sci. Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé*, n° **28**, *multigr.*, 12 p., 51 pl.

FRONTIER (S.), 1973 a. — Deuxième liste complémentaire des Ptéropodes du plancton de Nosy-Bé (Madagascar) et notes morphologiques. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, **11** (3) : 253-257.

FRONTIER (S.), 1973 b. — Zooplancton de la région de Nosy-Bé. V) Cladocères. Contribution à l'étude d'une baie eutrophique tropicale. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, **11** (3) : 259-272.

SENTZ-BRACONNOT (E.), 1965. — Sur la capture des proies par le Ptéropode Gymnosome *Pneumodermopsis paucidens* Boas. *Cah. Biol. mar.* **6** (2) : 191-194.

(La bibliographie complémentaire concernant les Hétéropodes et les Ptéropodes est donnée dans les articles cités)

ZOOPLANCTON DE LA RÉGION DE NOSY-BÉ
VII) PTÉROPODES. HÉTÉROPODES — DEUXIÈME PARTIE : B) ESPÈCES NÉRITIQUES-EXTERNES ET OCÉANIQUES TOLÉRANTES

SERGE FRONTIER

Océanographe biologiste de l'O.R.S.T.O.M., Centre O.R.S.T.O.M., B.P. 68, Nosy Bé, Madagascar, et Station Zoologique, 06230 Villefranche sur Mer, France

RÉSUMÉ

Outre les espèces holoneritiques mentionnées dans la première partie de l'article, la partie externe du plateau continental abrite deux formes strictement néritique-externes : Cavolinia longirostris longirostris *et* Clionina longicaudata, *et de nombreuses espèces d'origine océanique, tolérant à un degré variable les conditions néritiques. Parmi ces dernières* Limacina inflata *tient une place particulière car ses stades jeunes montrent une tolérance remarquable à ces conditions, et l'espèce est présente toute l'année sur le tiers extérieur du plateau ; en saison humide, la circulation « estuaire » qui prend naissance dans les baies entraîne, par son contre-courant profond, une partie de la population présente en zone néritique externe jusque très près de la côte. Les autres espèces sont plus sensibles au changement de milieu ; on les rencontre en saison humide sur la frange externe du plateau continental, et en saison sèche, lorsque la couche d'eau néritique devient homogène, jusqu'en son milieu. Elles marquent ainsi les phénomènes de diffusion entre l'eau océanique et l'eau néritique, à une époque où l'étude hydrologique ne rencontre que des conditions homogènes depuis le talus jusqu'au voisinage de la côte.*

Le peuplement du proche large se caractérise par une succession de périodes d'abondance et de périodes de rareté des véligères (principalement Limacina inflata *et* Atlantidae*), selon un rythme indépendant du rythme saisonnier. L'explication du phénomène n'a pas été découverte ; elle se situe sans doute dans l'écologie dynamique des masses d'eau en mouvement dans le nord du Canal de Mozambique.*

ABSTRACT

Besides the holoneritic species mentioned in the first part of the article, the external part of the continental plateaux shelters two strictly external neritic forms : Cavolinia longirostris *and* Clionina longicaudata *and numerous species of oceanic origin, bearing the neritic conditions to a variable degree. Among the latter species,* Limacina inflata *holds a particular place, for its young show a remarkable tolerance to these conditions and the species is present all year round on the exterior third of the continental shelf. In the wet season the "estuary" circulation which originates in the bays sweeps away, thanks to its deep counter current, a part of the population present in the external neritic zone down to the very vicinity of the coast. The others species are more sensitive to the change in environment. They are to be found in the wet season on the external fringe of the continental shelf and in the dry season, when the neritic layer becomes homogeneous, as far as its center. Thus, they show the diffusion phenomena between the ocean water and the neritic water at a time when the hydrologic study only comes upon homogeneous conditions from the slope down to the vicinity of the coast.*

Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr., vol. XI, n° 3, 1973 : 291-302.

The settlement of the nearly open sea is characterized by a succession of periods of abundance and of periods of scarcity of veligerous (chiefly Limacina inflata *and* Atlantidae*), according to a rythm independant of the seasonal rythm. The explanation of the phenomena has not been discovered. It is probably to be found in the dynamic ecology of the water masses flowing in the north of the Mozambique Channel.*

La faune néritique-externe comprend trois ensembles d'espèces :

1° Des espèces peuplant également la zone néritique-interne. Nous les avons examinées dans un précédent article (FRONTIER, 1973 c) : *Creseis acicula* RANG est extrêmement abondante sur tout le plateau continental, particulièrement dans les baies, où la reproduction est la plus intense; elle se rencontre également au large, en plus petit nombre; *Creseis chierchiae* BOAS est holonéritique mais se trouve, en saison sèche, lorsque ses populations atteignent leur développement maximum, refoulée à l'intérieur des baies; *Atlanta gaudichaudi* SOULEYET s'étend de la côte au large, sans variations d'abondance très marquées dans le temps ni dans l'espace.

2° Des espèces strictement néritiques-externes, c'est à dire rencontrées presque exclusivement entre le talus continental et la limite extérieure des baies. Deux Ptéropodes seulement répondent à cette définition : *Cavolinia longirostris longirostris* (Lesueur) et *Clionina longicaudata* (Souleyet).

3° Des espèces en provenance du large, manifestant une tolérance plus ou moins grande vis-à-vis des conditions néritiques, et constituant des indicateurs de diffusion de l'eau océanique au-dessus du plateau continental. Ces espèces sont nombreuses, mais ne comprennent pas la totalité des formes rencontrées au-delà du talus continental.

Nous étudierons ici la répartition des espèces des groupes 2 et 3, en suivant l'ordre zoologique.

LIMACINIDAE

Les Limacinidae sont représentés dans la région étudiée par quatre espèces, d'importances très dissemblables. A titre indicatif, 500 récoltes planctoniques au voisinage de la surface, au-dessus du plateau continental et jusqu'à 20 milles au large du talus, ont donné les effectifs suivants :

Limacina inflata	55000
L. trochiformis	11000
L. bulimoides	416
L. lesueuri	48

B-1. Limacina inflata (d'Orbigny) semble être parmi les formes océaniques, la plus tolérante aux conditions néritiques : très abondante au large du talus, on la trouve couramment et toute l'année sur l'ensemble du plateau continental, toutefois essentiellement en zone néritique-externe. La fréquence des captures a permis l'établissement d'un schéma cohérent de son statut écologique.

B-1.1. CYCLE ANNUEL EN DIVERSES STATIONS NÉRITIQUES ET PROCHES-OCÉANIQUES. Une année d'observations mensuelles (avril 1963 à mars 1964) a été réalisée aux stations 3 à 10 (1), suivie de deux années de récoltes aux stations 3, 4 et 5 (jusqu'en août 1964), puis 3, 11 et 12. Nous représentons à la figure 1 les effectifs moyens par récolte (2) aux stations du premier cycle annuel. L'interprétation du graphique donne lieu à plusieurs constatations.

Nous avons dénombré séparément les véligères, les « jeunes » et les « adultes ». La limite entre « jeunes » et « adultes » a été prise, arbitrairement, à l'apparition de l'épaississement sagittal de la coquille. Le comportement aux trois stades de développement n'est pas le même. Par ailleurs, on constate une grande différence entre les profils obtenus dans la partie nord (stations 3, 4, 5, 6) et dans la partie sud (7, 8, 9, 10) de l'aire prospectée. La plus grande partie du trajet nord était effectué de nuit, alors que le trajet sud l'était de jour (la station 6 étant occupée à l'aube). Il s'ensuit qu'on ne peut distinguer *a priori*, dans une variation, ce qui revient à l'alternance jour/nuit ou à la différence de localisation; toutefois des observations postérieures à ce cycle annuel permettent de conclure à la prédominance du premier facteur. Nous verrons en effet qu'une migration verticale nycthémérale de forte amplitude s'observe aux stations situées au large du talus, affectant les adultes et jeunes, à l'exclusion des

(1) Récoltes horizontales à 2 et 10 m d'immersion, traits verticaux fond-surface sur le plateau, 100-50 m et 50 m surface à partir du talus. La carte des stations a été donnée précédemment (FRONTIER, 1973/c).

(2) Rappelons que toutes les statistiques sont effectuées après transformation « $\log^2$ » sur les effectifs dénombrés.

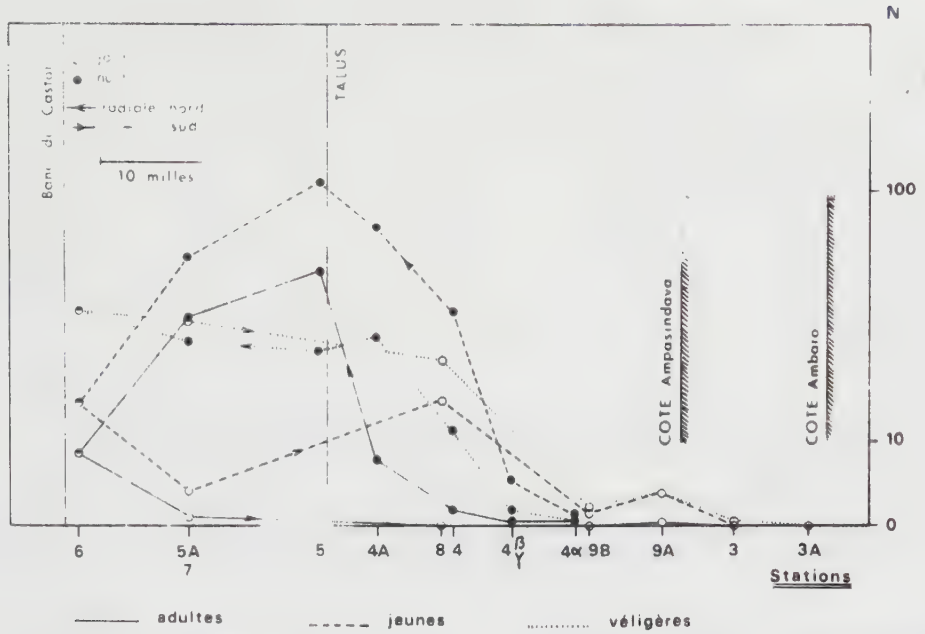


Fig. 1. — Variations d'abondance de *Limacina inflata* entre la côte et l'océan : moyennes pour la période d'avril 1963 à mars 1964. Les stations sont disposées le long d'un même axe en fonction de leur distance au talus continental. N = effectif moyen par récolte - traits de 5 minutes à 2 et 10 m d'immersion au filet « Trégouboff » ; échelle « log² ».

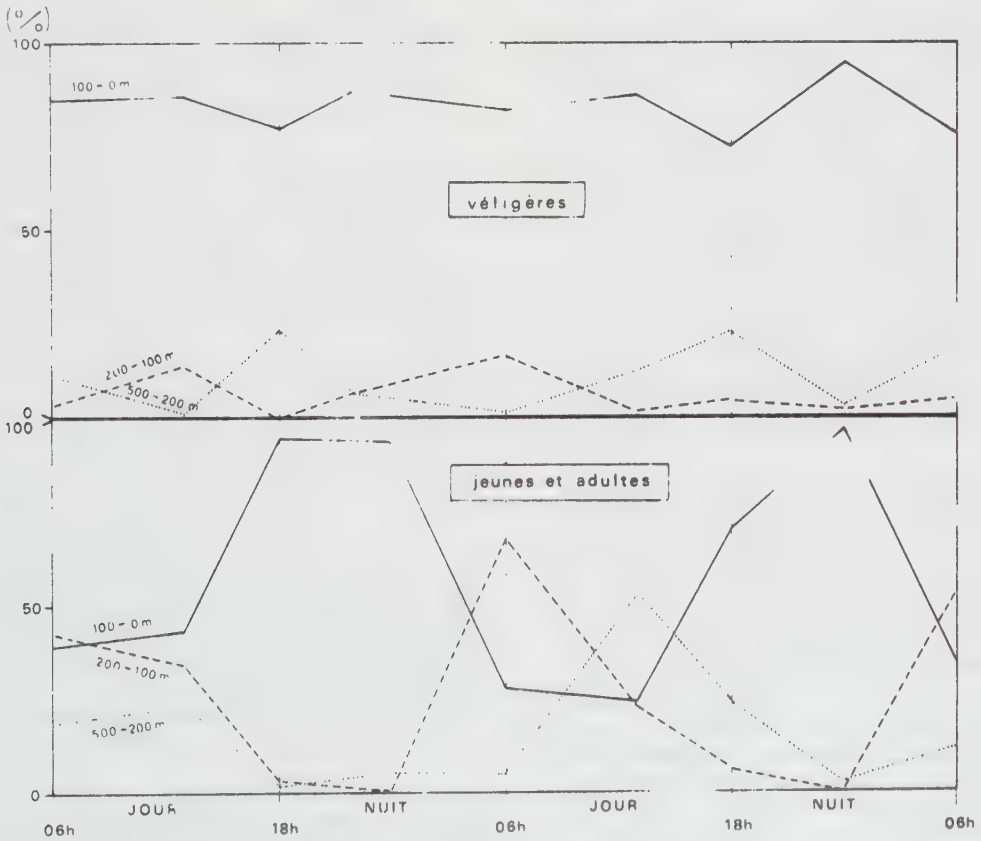


Fig. 2. Pourcentage des *Limacina inflata* dans trois portions de la colonne d'eau 500 m - surface, à différentes heures au cours de 48 heures, en un point fixe (large de Sakatia, par fond de 700 m).

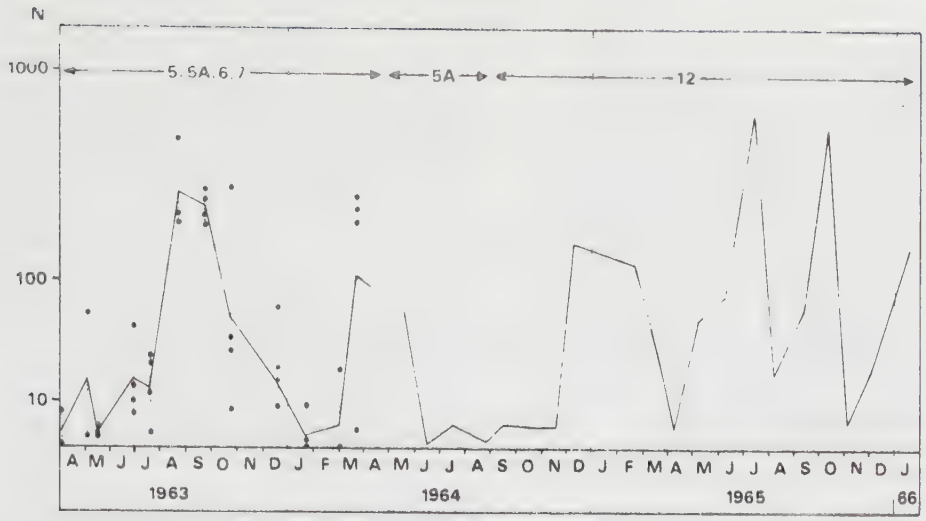


Fig. 3. — Variations d'abondance des véligères de *Limacina inflata* aux stations du proche large, entre avril 1963 et janvier 1966 (N : même définition que pour la figure 1).

véligères qui restent au voisinage de la surface; d'autre part, aucune différence systématique n'a été constatée entre les peuplements de la partie nord et de la partie sud de la zone étudiée (du moins, lorsqu'on exclut les baies intérieures).

Le maximum d'abondance moyenne des récoltes de surface est constaté au milieu de la nuit (station 5) La migration en profondeur se constate dès l'aube (station 6), et vers midi quelques individus seulement sont capturés (station 7).

Une partie de la population se laisse transporter sur la partie la plus externe du plateau continental, à un degré variant avec le stade de développement : les adultes se raréfient très vite et ne sont plus que sporadiques à la station 4 (station néritique-externe typique), alors que les jeunes et les véligères semblent supporter beaucoup mieux le milieu néritique, et ne se raréfient que vers le milieu du plateau continental. Le comportement nycthéméral semble perturbé lors de cette pénétration : en effet l'abondance est du même ordre de grandeur le jour et la nuit à des stations comparables du point de vue de leur éloignement du talus (il s'agit toujours de récoltes de surface); nous confirmerons ce point.

La diminution d'abondance à 2 ou 3 milles du talus pour les adultes, à environ 15 milles pour les formes jeunes, est brutale. Néanmoins des individus à tous les stades se rencontrent, sporadiquement, jusque très près des côtes. Aucune tendance de type saisonnier n'apparaît nettement à la suite de cette première série de récoltes.

B-1.2. Phénomènes constatés au large. Outre les observations précédentes, une station du talus continental (station 13 α, au large de la station 8) a été occupée 8 fois entre février 1967 et janvier 1968, une station située à 60 milles à l'est de Nosy-Bé (station 13; fond : 2800 m) 16 fois entre juin 1966 et avril 1968; enfin un trajet nord-sud d'une dizaine de stations le long du talus continental a été réalisé en mars, août et octobre 1968. En chaque station, était effectuée une série de récoltes verticales au filet « Discovery », étagées entre le voisinage du fond et la surface. Les trajets de mars et d'octobre ont été complétés par une série de récoltes toutes les 6 heures, pendant 48 heures, en un point fixe au large de Nosy Sakatia par fond de 700 m.

Ces observations permettent de conclure, au sujet de *Limacina inflata*, à l'existence de migrations verticales nycthémérales de forte amplitude affectant les stades post-véligères, au-dessus du talus; à l'existence d'une hétérogénéité importante de la répartition horizontale à l'échelle de la zone prospectée; enfin à l'absence de variations proprement saisonnières.

Migrations verticales. La migration verticale de *Limacina inflata* a déjà été signalée (voir, par exemple, Wormelle, 1962). Nos observations lors du point fixe de mars 1968 sont représentées figure 2, sous forme des pourcentages d'individus dans les colonnes d'eau 500-200 m, 200-100 m et 100 m — surface. La presque totalité des formes post-larvaires se trouve dans les 100 premiers mètres la nuit. La descente en profondeur semble se situer avant l'aube, et la remontée avant le crépuscule, mais l'intervalle de temps entre deux séries d'observations n'a pas permis de localiser précisément ces deux phénomènes. A 06 h le maximum de la popu-

lation se trouve dans la couche 100-200 m, et à midi entre 500 et 200 m.

Au contraire, 80 à 90 % des véligères se rencontrent en permanence dans la couche 0-100 m. Ces résultats confirment l'interprétation que nous avions donnée du profil moyen le long des stations du premier cycle annuel.

Le point fixe d'octobre fournit des résultats similaires, quoique moins nets en raison de la plus faible abondance générale de l'espèce.

Variations horizontales d'abondance. Les masses d'eau rencontrées dans nos stations du proche large participent à un mouvement anticyclonique intéressant le nord du Canal de Mozambique (DONGUY et PITON, 1969). Il semble qu'il faille attribuer les variations d'abondance observées dans nos prélèvements mensuels au large du talus, à une irrégularité de la répartition de l'espèce à l'intérieur des masses d'eau en mouvement. Les trajets effectués le long du talus continental rencontrent des densités variant de 1 à 20, l'augmentation étant progressive du nord au sud ou du sud au nord, fortuitement.

Les variations d'abondance sont les plus significatives pour les véligères. La figure 3 fait nettement apparaître, au cours de la période 1963-65, des alternances d'abondance et de rareté ne suivant pas un rythme annuel. Aucune corrélation n'a pu être établie avec les variations, d'ailleurs très limitées, des conditions hydrologiques, ni avec celles du phytoplancton. Le déterminisme de ces fluctuations d'abondance reste donc obscur. Nous avons porté sur la figure 3 les abondances rencontrées aux diverses stations lors du premier cycle annuel, ce qui permet d'apprécier la variabilité à petite échelle spatiale (à noter que les effectifs obtenus à la station 7 occupée vers midi, sont toujours très faibles). Cette variabilité est importante, mais n'affecte pas la périodicité de l'ordre de 7 à 8 mois qui semble caractériser l'apparition des larves.

Des variations similaires apparaissent aux stations 13 et 13 α au long des périodes étudiées. Les moyennes annuelles pour l'ensemble des stades, sur une colonne d'eau 300 m — surface (récoltes au « Discovery ») sont de 42 individus à la station 13 et 44,5 à la 13 α : on peut donc considérer que c'est la population du large qui atteint le talus continental.

Dépouillant les récoltes de l'Expédition Internationale de l'Océan Indien, SAKTHIVEL (1971) décrit la répartition de *Limacina inflata* comme liée à l'enrichissement du milieu marin, avec notamment un important maximum dans la zone d'influence de l'upwelling des Somalis, et un maximum intéressant le nord du Canal de Mozambique, correspondant à nos populations. L'auteur signale une augmentation considérable d'abondance moyenne en juillet-août; cette augmentation est en rapport évident avec l'intensification de l'upwelling des Somalis pendant la mousson de sud-ouest, mais n'intéresse pas la région du Canal de Mozambique.

B-1.3. PÉNÉTRATION SUR LE PLATEAU CONTINENTAL. Cette pénétration, manifeste sur la figure 1, est également illustrée par une radiale effectuée entre le fond de la baie d'Ambaro et le talus continental au large des Mitsio, à cinq époques différentes (1). Elle a lieu toute l'année, avec un maximum d'intensité en saison sèche et début de saison humide c'est-à-dire entre juin et décembre (fig. 4).

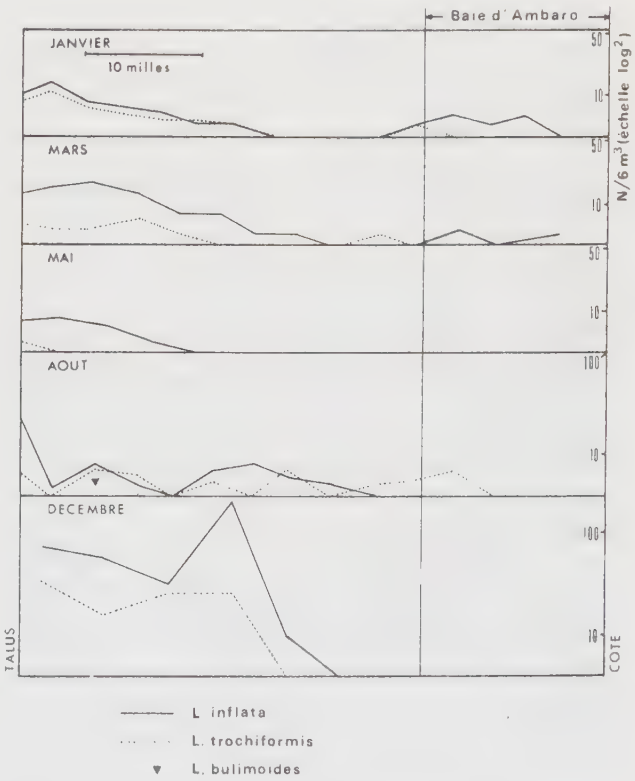


Fig. 4. — Radiale côte-talus continental : profils d'abondance des *Limacina* spp.

On peut encore mettre en évidence cette pénétration de l'espèce du milieu océanique au milieu néritique en observant la concomitance des variations d'abondance en une station du large (5 ou 12)

(1) Les conditions générales de réalisation, la carte des stations et les résultats hydrologiques ont été donnés antérieurement : FRONTIER, 1973/*b* et *c*.

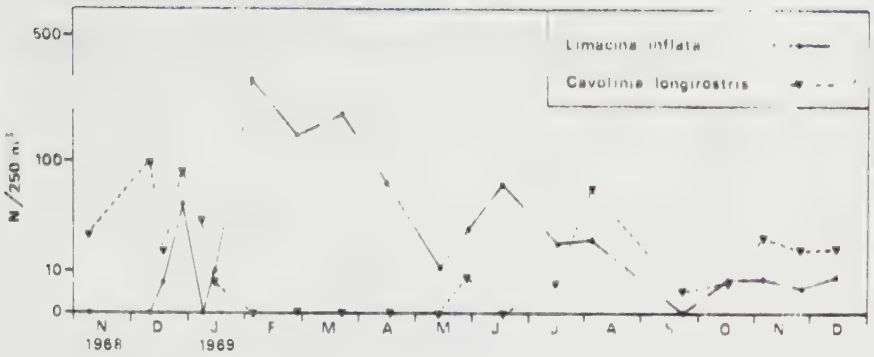


Fig. 5. — Variations d'abondance de *Limacina inflata* jeunes et de *Cavolinia longirostris longirostris* en baie d'Ambaro, d'après des quadrillages de 11 stations, entre novembre 1968 et décembre 1969.

et en une station néritique-externe (4 ou 11) : sur près de trois ans, on constate 23 fois des variations dans le même sens et 7 fois des variations de sens contraire. Le coefficient de corrélation entre les effectifs par récolte aux deux types de stations, pour la même période, est de + 0,495 significatif à 2 ‰.

L'espèce n'est récoltée dans la baie elle-même (et jusque très près de la côte) qu'aux radiales de janvier et de mars. Ce fait est confirmé par les résultats des quadrillages de la baie d'Ambaro (44 stations) effectués à vingt reprises entre novembre 1968 et décembre 1969 : l'espèce est très rare dans les récoltes, cependant si l'on ramène le nombre total d'individus captures lors de chaque quadrillage à 250 m³ d'eau filtrés (ordre de grandeur du volume d'eau réellement filtré), il apparaît un phénomène saisonnier (fig. 5). Le maximum de fréquence se situe en février et mars, époque du maximum de la circulation « estuaire » (PITON et MAGNIER, 1970; FRONTIER, 1973 *b* et *c*). Les effectifs décroissent ensuite lentement, pour devenir insignifiants en saison sèche. Notons enfin qu'il sagit toujours de stades postlarvaires jeunes, les adultes et véligères étant pratiquement absents.

Nous déduisons de ces faits, que la présence de l'espèce en zone néritique-interne est tributaire de l'établissement d'une circulation « estuaire », dont le contre-courant de fond apporte jusqu'au voisinage de la côte de l'eau néritique-externe, pouvant contenir des formes planctoniques océaniques-tolérantes. De septembre à décembre, à l'époque où la couche d'eau néritique est la plus homogène, le peuplement existant dans la partie interne de la zone néritique-externe peut envahir, par diffusion latérale, la partie la plus externe des baies (voir, par exemple, la pénétration de *Pseudeuphausia latifrons*, FRONTIER, 1973 *b*); la circulation a tendance alors à s'établir suivant le régime « anti-estuaire »; *Limacina inflata* est quasiment absente.

Il semble que l'apport principal ait lieu entre février et avril. La reproduction a lieu au large, et le développement a le temps de se produire au cours du transport à travers le plateau continental, de sorte que les individus qui pénètrent dans les baies se trouvent tous à un stade postlarvaire. Ils paraissent capables de subsister assez longtemps en milieu néritique, sans toutefois pouvoir atteindre la maturité sexuelle.

Notons enfin que le comportement nycthéméral de l'espèce est perturbé lors de la pénétration en milieu néritique. Le fait apparaissait déjà à l'examen de la figure 1. Il est confirmé par l'étude de cycles nycthéméraux d'observations réalisés au-dessus du plateau continental. Deux séries de récoltes seulement ont fourni des effectifs de *Limacina inflata* suffisants pour que la répartition verticale de l'espèce puisse être examinée : les cycles nycthéméraux des 16 et 17 octobre 1967 à la station 11, et des 17 et 18 septembre 1968 à la station 4. L'analyse de variance montre une action significative de la profondeur de récolte sur l'abondance pour la série de la station 11 (maximum d'abondance vers 10 m — peut-être en relation avec la stratification thermique), mais aucune influence de ce facteur à la station 4. Par ailleurs l'interaction entre profondeur et alternance jour/nuit est nulle dans les deux cas.

B-1.4. STÉNOHALINITÉ, EURYTHERMIE. Nous avons porté figure 6, sur un diagramme T-S, les récoltes de surface ayant fourni au cours d'une année des effectifs d'au moins 100 véligères ou 100 jeunes et d'au moins 30 adultes. Nous avons également reproduit, à titre indicatif, le graphique T-S saisonnier à la station 4 (surface), où l'espèce est permanente.

La répartition est la même pour les différents stades. L'intervalle des températures auxquelles l'espèce se rencontre en abondance correspond presque à l'intervalle complet des températures observées dans la région de Nosy-Bé, n'excluant

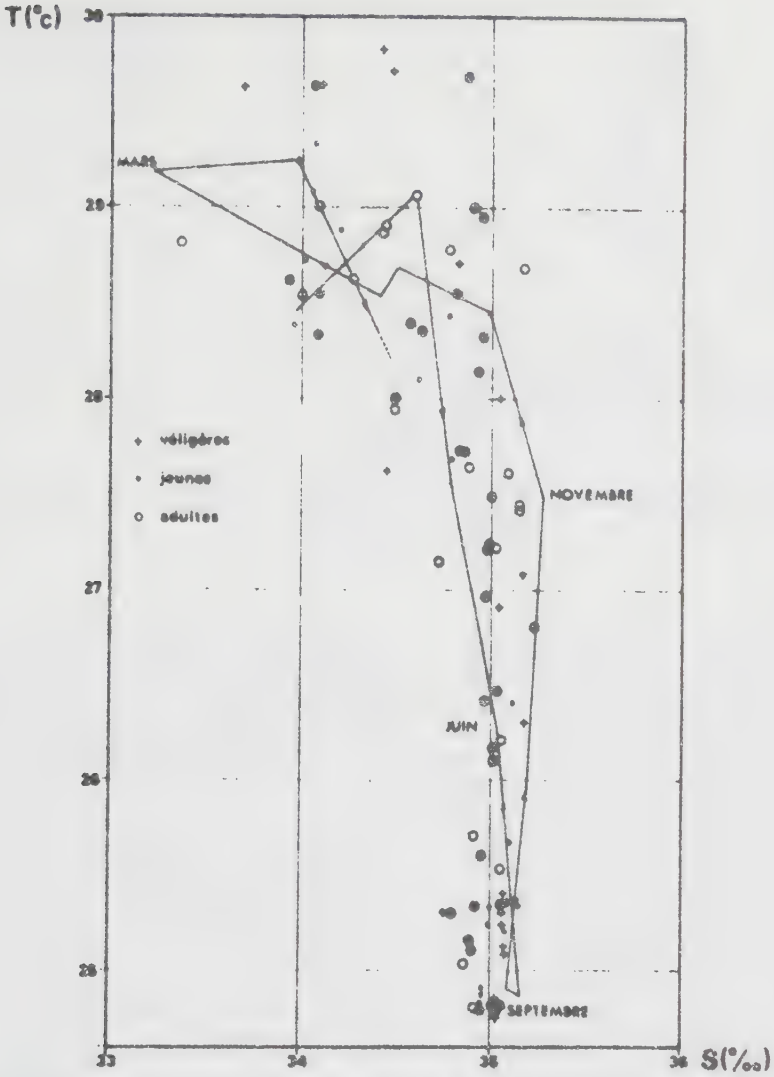


Fig. 6. — Positionnement sur un diagramme « T-S » des récoltes sur le plateau continental et au proche large, entre avril 1963 et janvier 1966, ayant fourni au moins 100 véligères, ou 100 jeunes, ou 30 adultes. Diagramme T-S saisonnier pour la station 4 (1963-64, surface).

que les très fortes températures observées près de la côte en saison chaude. L'intervalle des salinités est plus étroit : *Limacina inflata* n'est abondante qu'entre 33,9 et 35,2 ‰. Or les salinités inférieures à 33,9 ne sont obtenues qu'en zone néritique interne, en saison humide, et les valeurs supérieures à 35,2 ‰, que lors des fortes évaporations en saison sèche près de côte. La répartition sur le diagramme T-S ne fait donc que confirmer l'origine océanique de l'espèce, et sa pénétration en milieu néritique lorsque l'influence côtière n'est pas trop accentuée. La salinité doit ici être considérée comme un marqueur de l'alternance des influences océanique et côtière sur le plateau continental, plus que comme un facteur déterminant directement la répartition spatio-temporelle de l'espèce.

β-2. Limacina trochiformis (d'Orbigny). Les différents stades de développement présentent ici la même répartition : nous ne les avons pas distingués. Il ne semble pas, d'autre part, se produire de migration nycthémérale importante — quoique la station 7 occupée vers le milieu du jour montre, en surface, des effectifs en moyenne plus faibles qu'aux autres stations du proche large (1).

(1) Wormelle (1962) ne conclut pas non plus à une migration nycthémérale de cette espèce.

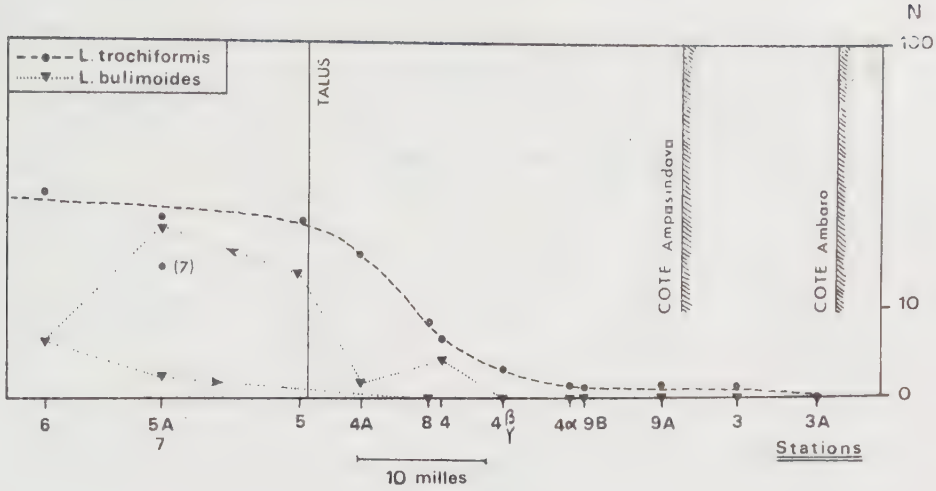


Fig. 7. — Variations d'abondance de *Limacina trochiformis* et de *L. bulimoides* entre la côte et l'océan (mêmes conditions que pour la figure 1).

L'abondance superficielle moyenne par station, calculée à partir d'un cycle annuel complet (1963-64) fait apparaître une pénétration au-dessus du plateau continental comparable à celle de *Limacina inflata* (fig. 7). La chute d'abondance se situe entre celle des adultes et celle des formes juvéniles de l'espèce précédente.

Au niveau des récoltes, une corrélation significative à 1 ‰ apparaît entre les effectifs des deux espèces de *Limacina*, mais la liaison statistique est différente selon que l'on considère les stations néritiques-externes ou celles du proche large (régressions significativement différentes au risque 1 ‰), le sens de la variation indiquant que la pénétration moyenne de *L. trochiformis* est moins importante que celle de *L. inflata*.

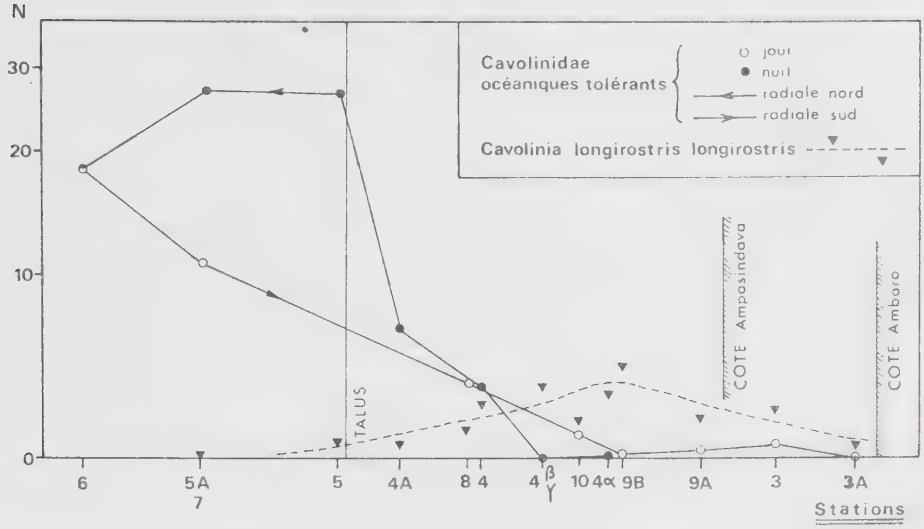
De même que pour *L. inflata*, aucune périodicité saisonnière ne s'observe dans les fluctuations d'abondance au large du talus continental. La pénétration néritique est effective toute l'année, mais se produit avec un maximum d'intensité au cours de la saison sèche. La radiale joignant le fond de la baie d'Ambaro au talus (fig. 4) montre une répartition de *L. trochiformis* très voisine de celle de *L. inflata*; toutefois il n'apparaît pas de liaison entre la présence de l'espèce en zone néritique-interne et la circulation « estuaire ». Les quadrillages de baie d'Ambaro, par contre, n'ont rencontré l'espèce qu'en pleine saison humide (1 exemplaire en janvier, 16 en février); ce très petit nombre de captures ne permet guère de conclure.

La station 13 (60 milles au large de Nosy-Bé) fournit une moyenne de 16 individus dans une colonne d'eau 300 m — surface, échantillonnée au filet « Discovery », et la station 13 α (talus) une moyenne de 18.

Sakthivel (1971) trouve l'espèce abondante au niveau de l'upwelling des Somalis et la tient donc, comme *L. inflata*, pour caractéristique d'un enrichissement du milieu (hypothèse confirmée par un très fort maximum observé en juillet-août, au maximum d'intensité de l'upwelling). Mais l'auteur ne signale pas de maximum de densité dans le Canal de Mozambique. Il se pourrait que l'espèce soit liée à la proximité du talus continental, zone qui a été relativement peu explorée lors de l'Expédition Internationale.

B-3. Limacina bulimoides (d'Orbigny). Sakthivel *(loc. cit.)* donne pour cette espèce une répartition, tant géographique que saisonnière, très voisine de celle de *L. trochiformis*. Dans nos récoltes, par contre, cette espèce est beaucoup moins abondante que les précédentes. Le pourcentage de captures néritiques la rapproche de *L. inflata* plus que de *L. trochiformis*; elle n'a cependant jamais été récoltée en zone néritique-interne. Le profil moyen de la côte au large (fig. 7) suggère l'existence d'une migration nycthémérale, signalée d'ailleurs par Wormelle *(loc. cit.)*. La plus grande partie des captures sur le plateau continental a lieu entre juin et décembre. Au large, on observe une raréfaction en surface au maximum de la saison humide (février-mars), lorsque la dessalure des eaux dépasse le talus continental.

La presque totalité des individus capturés tant en zone néritique-externe qu'au proche large sont adultes (4 % de jeunes et 1 % de véligères pour



g. 8. — Variations d'abondance de *Cavolinia longirostris longirostris* et des Cavolinidae océaniques-tolérants entre la côte et l'océan (mêmes conditions que pour la figure 1).

récoltes de surface effectuées entre 1963 et 66). semble que nos récoltes planctoniques, toutes ectuées à petite distance du talus continental, aient atteint que la frange d'une population ondante au large.

4. **Limacina lesueuri** (**d'Orbigny**) n'a été capturée e trois fois (6 individus) au-dessus du plateau ntinental. Elle est d'ailleurs très rare au large alement, et dans tout l'Océan Indien (SAKTHIVEL, . *cit.*).

CAVOLINIDAE

5. **Cavolinia longirostris longirostris** (**Lesueur**). tte espèce se rencontre sur l'ensemble du plateau ntinental, avec un maximum d'abondance moyenne milieu de celui-ci (fig. 8). Son extrême surdispersion nd difficile l'étude de ses caractéristiques écolo- ques.

Le maximum de la reproduction a lieu pendant première moitié de la saison sèche. Les adultes nstituent alors des essaims très denses en surface. L'espèce diffuse en zone néritique-interne entre in et décembre et semble ne pas tolérer les dilutions portantes de saison humide (fig. 5). Quelques lividus sont capturés au large en saison sèche une part, en mars d'autre part (pénétration se oduisant par diffusion latérale dans le premier s, par entraînement en surface dans le second s).

6. **Creseis virgula virgula Rang** et **virgula conica chsholtz, Styliola subula** (**Quoy** et **Gaymard**), **Hyalocylix striata** (**Rang**), **Diacria quadridentata** (**Lesueur**), **Cavolinia inflexa lata Boas**. Ce groupe, écologiquement homogène, est constitué de formes océaniques suffisamment tolérantes vis à vis des conditions néritiques pour être rencontrées régulièrement (quoiqu'en petit nombre) sur le tiers extérieur du plateau continental (fig. 8). Cette pénétration s'observe toute l'année, avec un maximum prononcé en saison sèche (mai à octobre). L'abondance, en surface, aux stations du proche large, subit une diminution en février-mars, liée à la dérive des eaux côtières. On observe une migration nycthémérale. Le comportement de ce groupe d'espèces et sous-espèces est donc en tous points semblables à celui de *Limacina bulimoides*, que l'on peut lui joindre pour définir un « marquage » statistique de l'influence océanique sur le plateau continental.

En saison sèche quelques individus de ce groupe peuvent atteindre la limite extérieure des baies (par exemple la station 3).

Les quadrillages de la baie d'Ambaro ont permis la capture de quelques *Creseis virgula* entre février et avril (entraînement par le contre-courant de la circulation « estuaire »).

Ainsi que nous l'avons signalé (FRONTIER, 1973 *a*), deux formes de *Diacria quadridentata* coexistent dans la région : *quadridentata* (Lesueur) et *danae* Van Der Spoel. Les formes juvéniles (« *Cleodora* ») récoltées sur le plateau continental appartiennent toutes à la première sous-espèce; les formes juvéniles de *danae*, identifiées récemment, ne se rencontrent qu'au large et souvent en profondeur. Les deux formes diffèrent donc biologiquement.

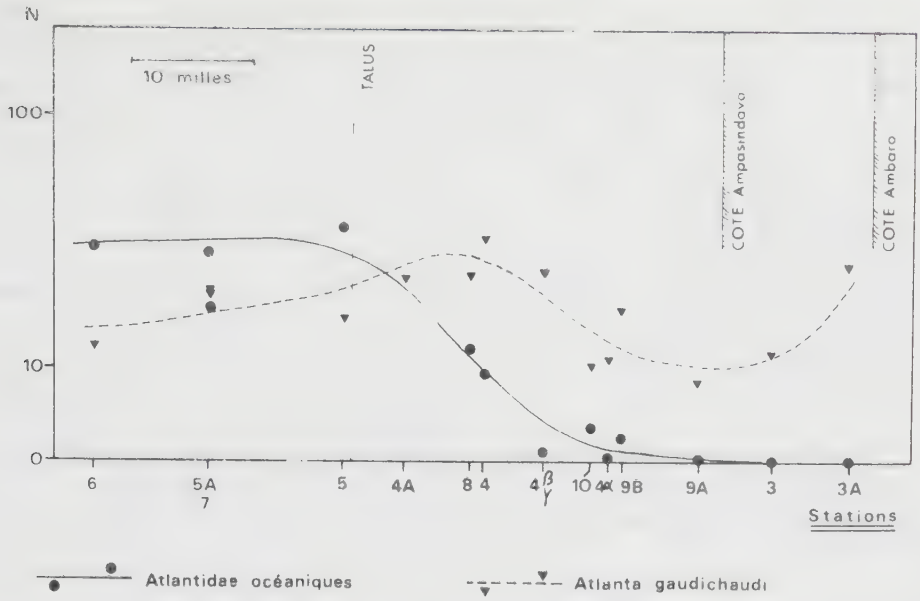


Fig. 9. — Variations d'abondance d'*Atlanta gaudichaudi* et des Atlantidae océaniques-tolérants entre la côte et l'océan (mêmes conditions que pour la figure 1).

B-7. Un dernier groupe comprend des formes fréquentes au large, mais rencontrées exceptionnellement en zone néritique : **Cavolinia longirostris angulata** (**Souleyet**), à laquelle se rattache très probablement la forme juvénile « *Hyalaea laevigata* », **Cavolinia inflexa** (**Lesueur**) **Cavolinia globulosa** (**Rang**) **Cuvierina columnella urceolaris** (**Morch**). **Euclio pyramidata pyramidata** (**L.**).

B-8 PSEUDOTHÉCOSOMES

Desmopterus papilio Chun, assez fréquent au-dessus et au large du talus, est capturé en quelques exemplaires aux stations 4 A, 8, 10 et 11 en saison sèche. **Corolla** sp. a été capturé une fois à la station 10.

B-9 GYMNOSOMES

Nous avons étudié précédemment (FRONTIER, 1973 *c*) la répartition de **Pneumodermopsis** sp., espèce néritique-interne exceptionnellement rencontrée à la station 3.

Clionina longicaudata (**Souleyet**) est néritique-externe, rencontrée essentiellement en saison humide entre la limite extérieure des baies et le talus continental, assez rarement au large de ce dernier. Par ailleurs quelques individus ont été récoltés au cours des quadrillages de novembre et de décembre de la baie d'Ambaro, principalement dans la moitié extérieure de celle-ci. Le très petit nombre d'individus capturés au total ne permet pas de dresser une écologie précise de l'espèce.

Les autres Gymnosomes sont strictement océaniques.

B-10 HÉTÉROPODES

Atlanta gaudichaudi Souleyet a été signalée en tant qu'espèce holonéritique (FRONTIER, 1973 *c*). Le cycle annuel 1963-64 montre un maximum d'abondance moyenne en zone néritique externe, un autre très près de côte (fig. 9), et aucune variation d'abondance générale d'allure saisonnière.

Les autres espèces d'Atlantidae se rencontrent sur la partie extérieure du plateau, avec une fréquence proportionnelle à leur abondance au large. Ainsi, **A. lesueuri Souleyet**, **A. helicinoides Souleyet** et **A. turriculata d'Orbigny** sont relativement fréquentes; **A. peroni Lesueur** et **A. « inclinata »** (1) sont plus rares; **Firoloida demaresti Lesueur** se rattache à ce groupe; **Atlanta peresi Frontier**, **A. inflata Souleyet** et **A. fusca Souleyet** sont exceptionnelles.

Le profil moyen de la pénétration de ces espèces en province néritique (fig. 9) rappelle beaucoup les profils caractérisant *Limacina trochiformis* et

(1) Dénomination recouvrant plusieurs espèces distinctes (RICHTER, 1972).

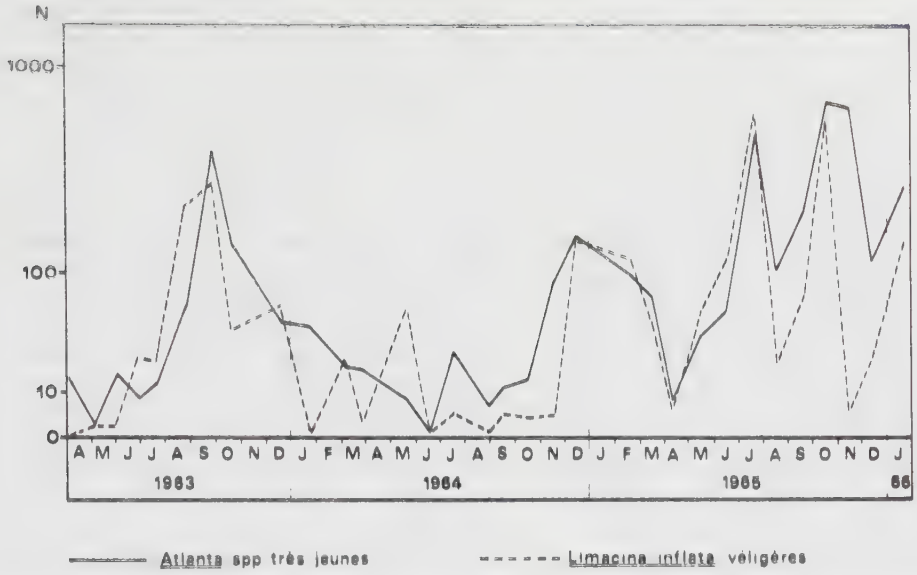


Fig. 10. — Variations d'abondance des véligères de *Limacina inflata* et d'*Atlanta* spp. à la station 5 puis 12, entre avril 1963 et janvier 1966 (mêmes conditions que pour la figure 2).

les Cavolinidae océaniques. Il s'agit d'un même phénomène.

On observe que les variations d'abondance des Hétéropodes océaniques au-dessus du plateau sont directement liées aux variations d'abondance des mêmes espèces au large du talus. Ces dernières sont assez irrégulières, mais on peut remarquer que les maxima se situent entre juillet et décembre c'est à dire au cours de la saison sèche, à l'époque où par ailleurs l'influence océanique sur le plateau continental se fait sentir le plus profondément. L'abondance de ces espèces dans la zone néritique en saison sèche, plus marquée que pour les Ptéropodes, résulte donc de la coïncidence entre deux phénomènes indépendants.

Les maxima correspondent souvent à des augmentations d'effectif des formes juvéniles. Il est remarquable que les fluctuations d'abondance au large des formes très jeunes d'Atlantidae (coquilles présentant au plus un tour de spire) coïncide avec celles présentées par les véligères de *Limacina inflata*, signalées plus haut : on note la même succession de périodes d'abondance et de rareté relatives, sans qu'une périodicité saisonnière puisse être mise en évidence (fig. 10). Cette coïncidence de l'apparition des formes jeunes dans des groupes différents ne peut être le fait du hasard, mais la signification de ces alternances reste obscure. Les données phytoplanctologiques simultanées (Angot, 1964 *a* et *b* et 1968) ne suggère en rien une liaison avec des cycles de fertilité du milieu.

Conclusion

La faune de Ptéropodes et d'Hétéropodes rencontrée dans un rayon de 50 milles autour de Nosy-Bé présente un éventail d'exigences écologiques qui permet de caractériser les différentes masses d'eau en présence, ainsi que leurs mouvements et caractères saisonniers. Ces derniers se ramènent essentiellement à une alternance de l'influence côtière et de l'influence océanique sur le plateau continental.

En saison des pluies une masse considérable d'eau douce arrive dans le fond des baies, enrichissant ces dernières par des apports minéraux et organiques. Il s'ensuit, à partir de décembre en zone néritique interne, un développement très rapide des populations planctoniques, marqué, en ce qui concerne les Mollusques, par le foisonnement de *Creseis acicula*.

L'apport d'eau douce provoque l'établissement d'une circulation « estuaire » se superposant aux mouvements d'eau induits par le vent et les marées, et agissant statistiquement sur la répartition du plancton. Cette circulation atteint son maximum d'intensité en février-mars; la couche d'eau néritique est alors fortement stratifiée, et la dérive superficielle d'eau dessalée vers le large est compensée par un apport en provenance des abords du talus continental, dû à un contre-courant plus profond. Cette eau contient un plancton particulier caractérisé entre autres formes par des *Limacina inflata* jeunes, originaires du large, mais particulièrement tolérantes

aux conditions néritiques. D'autres espèces plus strictement océaniques peuvent remonter, à cette époque, en direction de la côte *(Limacina trochiformis, Creseis virgula)*, mais leur présence dans les baies est exceptionnelle. En même temps, des éléments de la faune néritique-interne sont transportés en surface jusqu'au-delà du talus, et cet apport néritique appauvrit, dans les couches superficielles, la faune du large. A partir de mai l'apport d'eau douce se tarit presque complètement, et l'eau néritique tend à s'homogénéiser tant verticalement qu'horizontalement. Les conditions hydrologiques deviennent alors de la côte au talus, très proches de celles rencontrées en surface au large. Un groupe important d'espèces du large moyennement tolérantes (*Limacina trochiformis* et *bulimoides*, stade adulte de *Limacina inflata*, plusieurs Cavolinidae, *Desmopterus papilio*, les Atlantidae à l'exception d'*A. gaudichaudi*, *Firoloida demaresti*), présents le reste de l'année sur la frange externe du plateau continental, envahissent alors par diffusion latérale une grande partie de celui-ci — sans toutefois atteindre les baies car la circulation « estuaire » a cessé. Cette pénétration est effective jusqu'en décembre, époque des premières pluies importantes; ces dernières, en effet, n'exerceront leur influence sur l'ensemble du plateau, en « néritisant » la faune, qu'avec un certain retard.

D'autre part au cours de la saison sèche les espèces néritiques-externes envahissent les baies, ou tout au moins la partie extérieure de celles-ci. *Cavolinia longirostris longirostris* ne se rencontre en baie d'Ambaro qu'entre juillet et décembre. *Creseis chierchiae*, holonéritique mais sensible à l'arrivée d'eau océanique tout comme à une dessalure excessive, se trouve alors refoulée sur la partie interne du plateau continental et se multiplie abondamment dans la moitié extérieure des baies.

Les conditions de saison humide se rétablissent très vite à partir de janvier sur tout le plateau.

L'intérêt d'une telle analyse faunistique consiste donc en ce qu'elle autorise une description des mouvements des masses d'eau et des phénomènes de contact et de mélange, alors même que l'étude hydrologique classique ne rencontre que des conditions homogènes, comme c'est le cas en saison sèche. Les espèces possédant des exigences écologiques précises constituent alors des marqueurs de l'interaction entre l'eau côtière et l'eau océanique. Par ailleurs les variables biologiques *intègrent* les effets du milieu ambiant sur un certain intervalle de temps, correspondant au délai d'action des différents facteurs sur les populations. Piton et Magnier (1971) ont démontré qu'un coup de vent peut détruire une stratification apparemment bien établie; néanmoins les répartitions d'organismes planctoniques rendront compte de l'état *moyen* du milieu à une certaine époque. Enfin les phénomènes de diffusion et de mélange sont clairement marqués par les répartitions d'espèces de provenances diverses. Il devient alors possible de relier de façon assez fine les fluctuations locales ou saisonnières de la productivité organique, aux phénomènes hydroclimatiques.

Manuscrit reçu au au S.C.D. le 26 avril 1973.

BIBLIOGRAPHIE

Angot (M.), 1964 *a*. — Production primaire de la région de Nosy-Bé : août à novembre 1963. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, **2** (4) : 27-54.

Angot (M.), 1964 *b*. — Production primaire de la région de Nosy-Bé : décembre 1963 à mars 1954. *Ibid.* : 99-126.

Angot (M.), 1968. — Variations de la production primaire aux environs de Nosy-Bé (Madagascar) en 1965. *Ibid.* **6** (2) : 3-32.

Donguy (J.-R.) et Piton (B.), 1969. — Aperçu des conditions hydrologiques de la partie nord du Canal de Mozambique. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, **7** (2) : 3-26.

Frontier (S), 1973 *a*. — Deuxième liste complémentaire des Ptéropodes du plancton de Nosy-Bé. *Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Océanogr.* **11** (3) : 253-257.

Frontier (S.), 1973 *b*. — Zooplancton de la région de Nosy-Bé. V) Cladocères (Contribution à l'étude d'une baie eutrophique tropicale). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.* **11** (3) : 291-302.

Frontier (S.), 1973 *c*. — Zooplancton de la région de Nosy-Bé. VI) Ptéropodes, Hétéropodes. Première partie : espèces holonéritiques et néritiques-internes (Contribution à l'étude d'une baie eutrophique tropicale). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.* 11 (3) : 273-289.

Piton (B.) et Magnier (Y.), 1971. — Les régimes hydrologiques de la baie d'Ambaro (nord-ouest de Madagascar). (Contribution à l'étude d'une baie eutrophique tropicale). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.* **9** (2) : 149-166-

Richter (G.), 1972. — Zur Kenntnis der Gattung *Atlanta* (Heteropoda, Atlantidae). *Arch. Moll.* **102** (1/3) : 85-91.

Sakthivel (M.), 1971. — A preliminary report on the distribution and relative abundance of Euthecosomata, with a note on the seasonal variation of *Limacina* spp. in the Indian Ocean. *Proc. Sympos. « Indian Ocean », march* 1967. *Bull. N.I.S.I.* **38** : 700-717.

Wormelle (R. L.), 1962. — A survey of the standing crop of plankton of the Florida Current. VI) A study of the distribution of the Pteropods of the Florida Current. *Bul. Mar. Sc. Gulf Carr.* **12** (1) : 95-136.

3 - AUTRES GROUPES.

Nous ne traiterons ici que quelques groupes, en majorité holoplanctoniques.

3-1 - Hydroméduses. Ce groupe n'a été examiné que dans quelques séries de récoltes. Il présente une abondance à peu près constante tout le long de l'année aux stations du proche large (cote d'abondance 3 ou 4 dans les récoltes réalisées au "Trégouboff"). En zone néritique-externe il montre un cycle annuel d'abondance comprenant un maximum de saison chaude et un minimum de saison fraiche. Ce minimum se révèle nettement moins accentué en 1965 qu'aux deux années précédentes ; cette particularité, que nous retrouvons dans de nombreux autres groupes zoologiques, est à rapprocher de la moindre homogénéisation de l'eau néritique au cours de la saison sèche 1965 - phénomène que nous avons signalé plus haut (Première partie, § 6-1). En zone néritique interne, les variations d'abondance montrent un certain parallélisme avec celles observées sur la partie externe du plateau, mais l'ampleur des irrégularités masque tout phénomène net. La figure 34 représente ces variations au voisinage de la surface (moyennes entre les valeurs à 2m et à 10m), aux stations 3 (ouverture de la baie d'Ambaro), 4 et 11 (néritiques-externes). La netteté du cycle annuel à la station 10 est intermédiaire entre les deux situations.

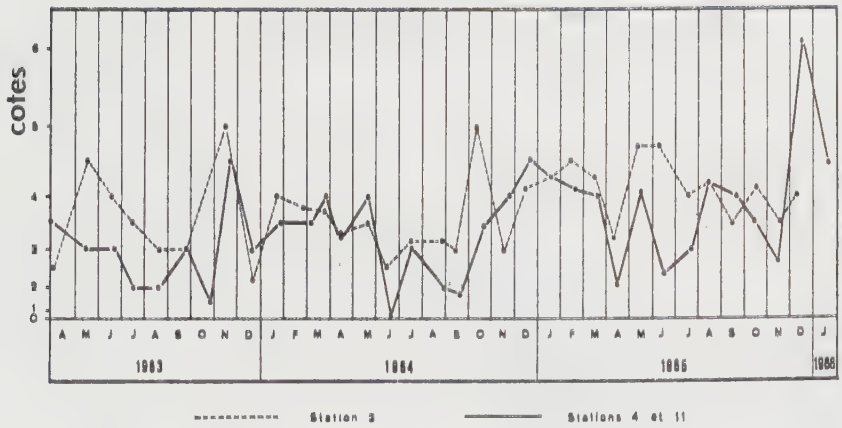
Citons une espèce régulièrement abondante en zone néritique-externe : la Narcoméduse Solmundella bitentaculata (QUOY et GAIMARD); elle occupe toute la couche d'eau; sa présence dans les baies est liée au régime hydrologique : elle y est très rare, sauf en fin de saison sèche où elle envahit la partie externe de la zone néritique-interne (figure 35).

3-2 - Siphonophores. Les Physophores sont très rares, surtout en province néritique où par contre abondent les Calycophores, rencontrés souvent en essaims denses. Le cycle annuel d'abondance du groupe est bien marqué, et sensiblement parallèle à celui des Méduses aux stations néritiques-externes (4, 10, 11), alors qu'il est décalé de 2 à 4 mois à la station 3 (figure 36). La saison sèche 1965 se caractérise, comme pour les Méduses, par une diminution d'abondance beaucoup moins marquée que lors des années précédentes.

Le groupe occupe toute la superficie des baies au milieu de la saison sèche, y est uniformément rare au maximum de la saison des pluies, et le reste de l'année ne semble éviter que le voisinage immédiat des côtes (figure 37). Les profils verticaux, quand ils ont été observés, ont montré une répartition à peu près uniforme de la surface au fond.

3-3 - Cténaires. Il s'agit essentiellement de Cydippoïdes, répandus et souvent abondants sur l'ensemble du plateau. Le cycle annuel d'abondance

a



b

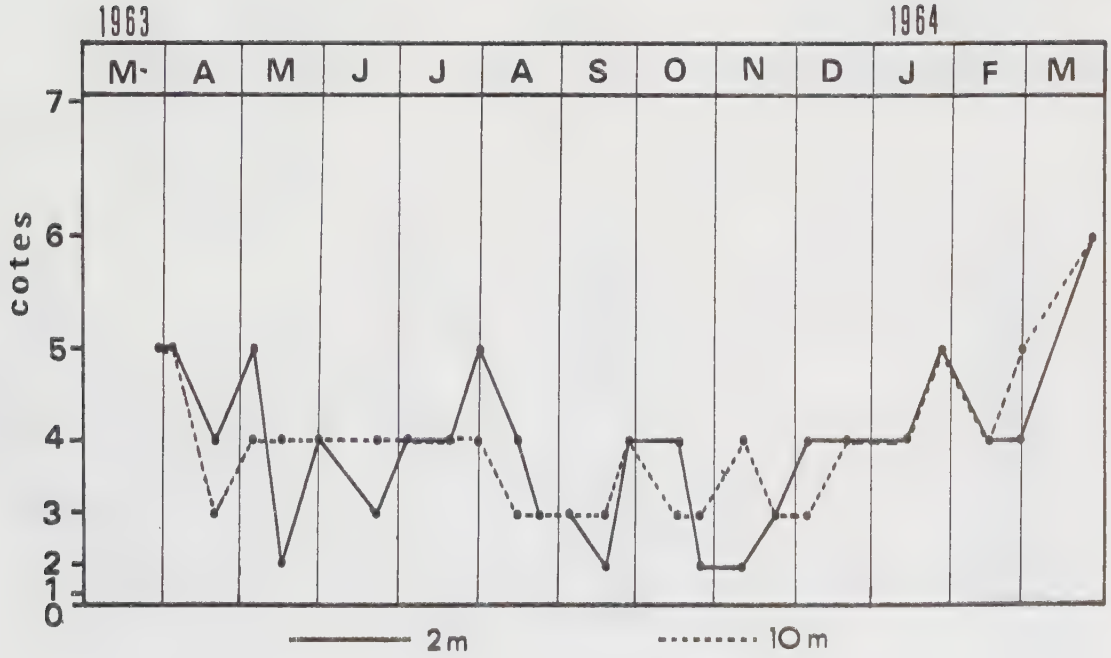


Figure 34 - Variations saisonnières d'abondance des Hydroméduses.
a : stations 3, 4, 11 : moyennes entre 2 et 10 m (extrait de FRONTIER, 1970a);
b : station 10, 2 et 10 m.

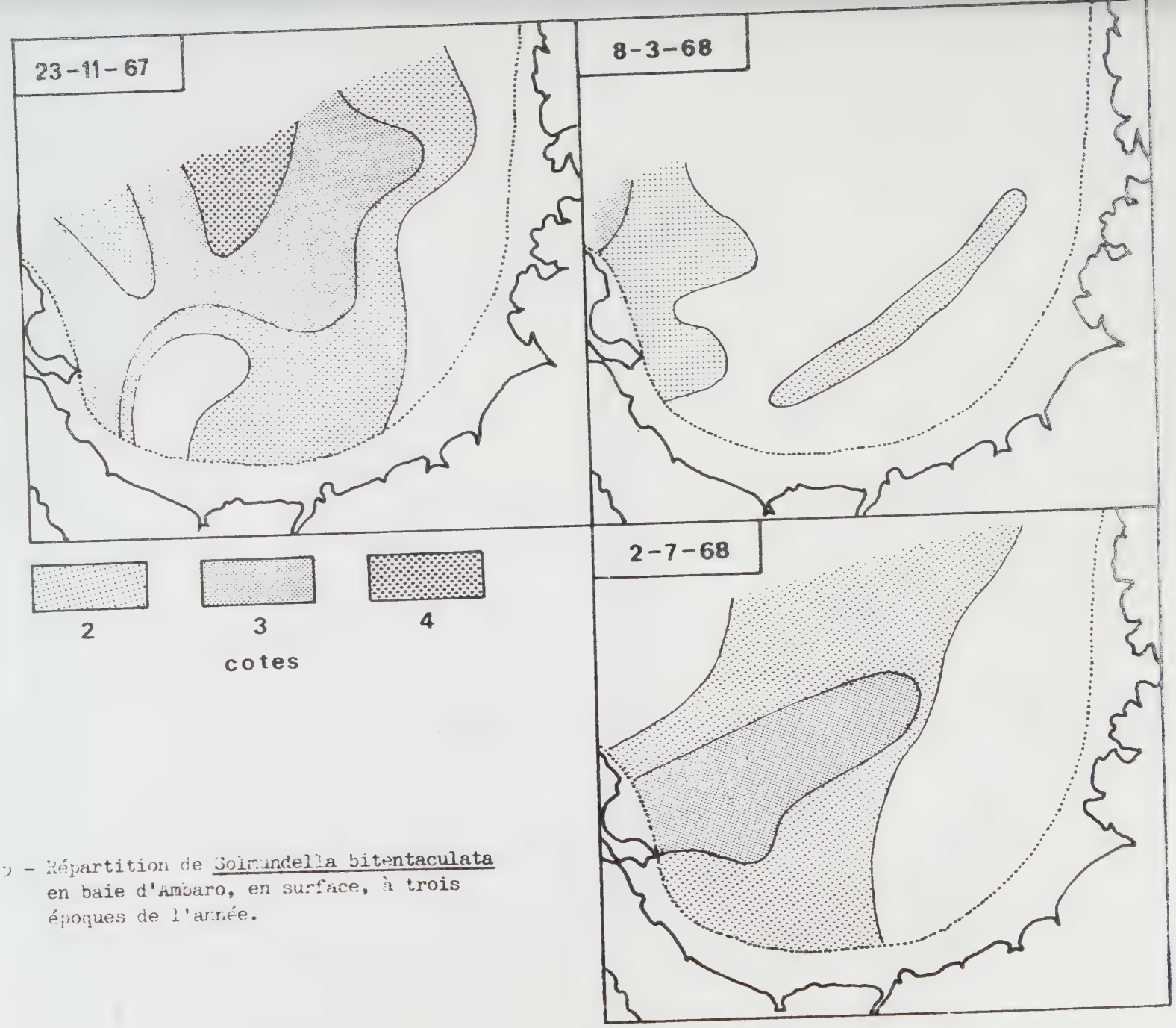
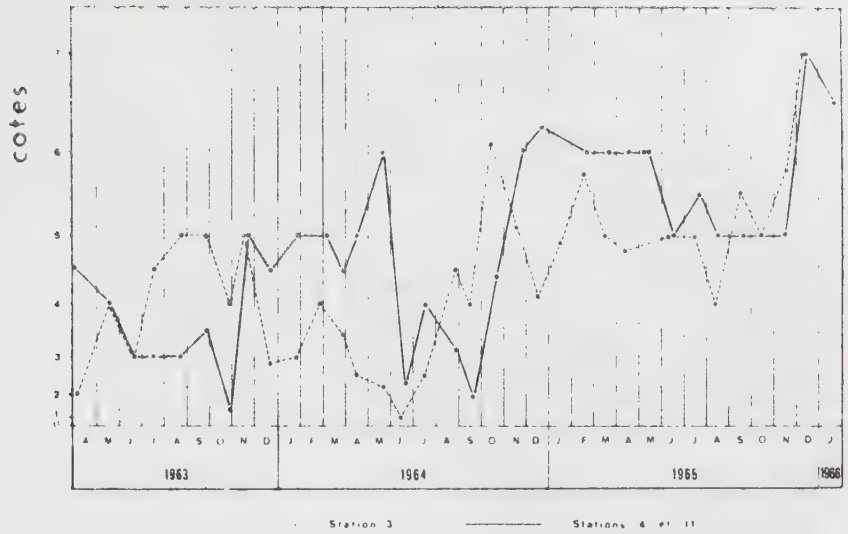


Figure 55 - Répartition de Solmundella bitentaculata en baie d'Ambaro, en surface, à trois époques de l'année.

a



b

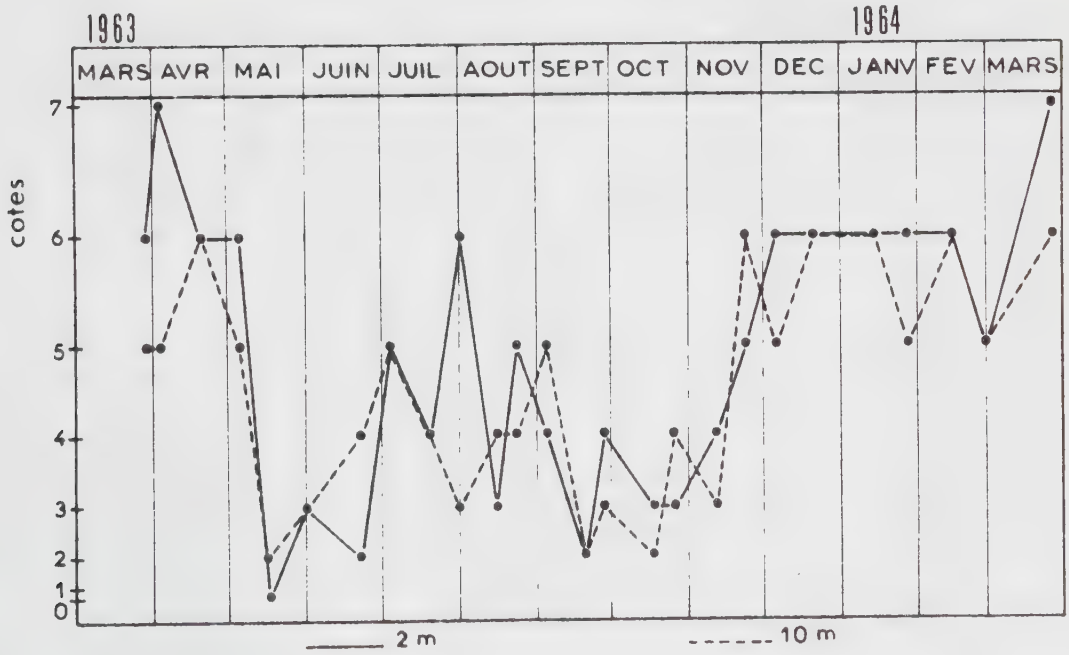


Figure 36 - Variations saisonnières d'abondance des Siphonophores Calycophores.
a : stations 3, 4, 11 ; moyennes entre 2 et 10 m (extrait de FRONTIER, 1970a);
b : station 10, 2 et 10 m (extrait de FRONTIER, 1966 c).

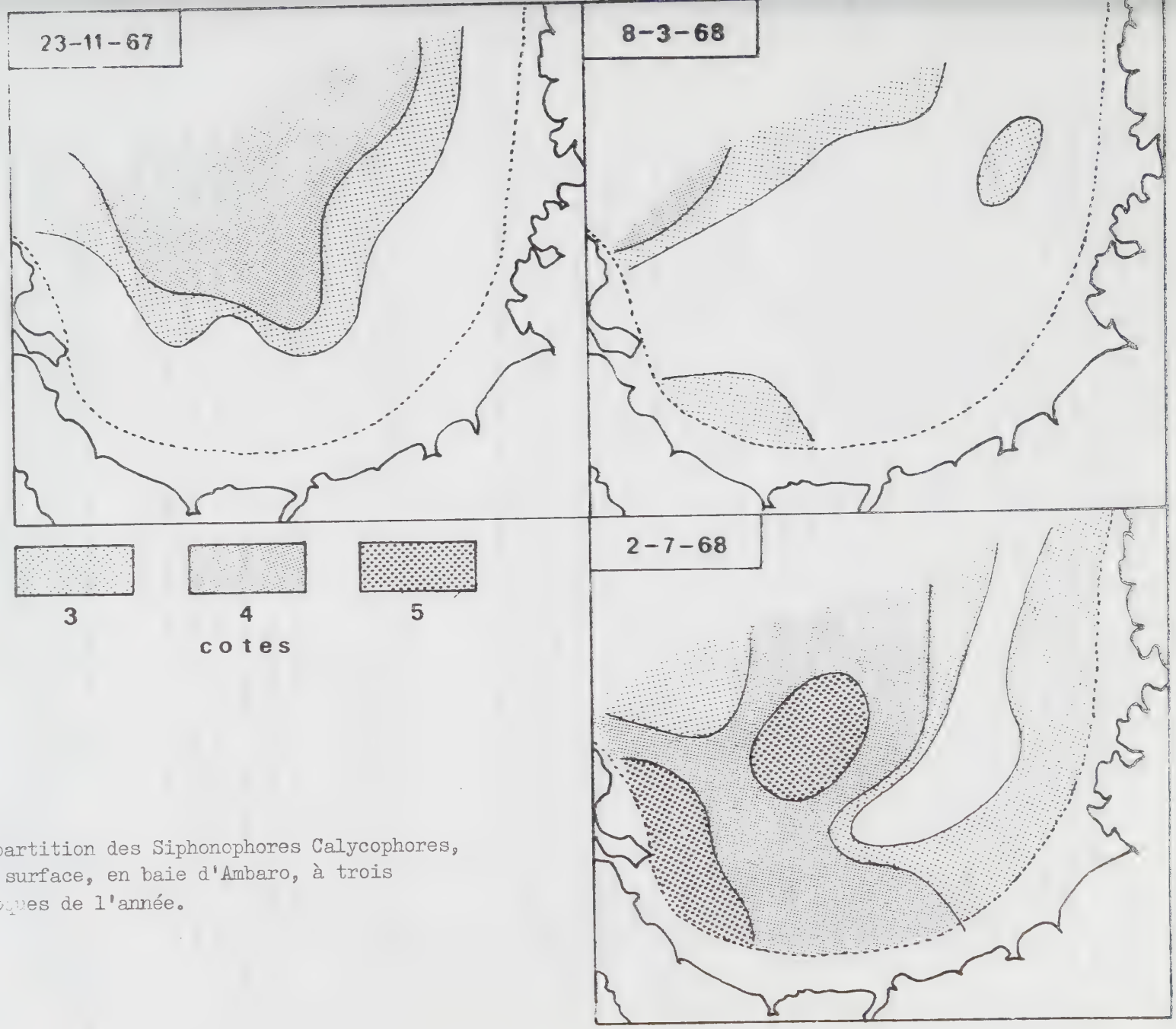


Figure 37 - Répartition des Siphonophores Calycophores, en surface, en baie d'Ambaro, à trois époques de l'année.

dans les zones néritiques externe et interne (figure 38). Les populations semblent en effet liées aux eaux d'origine néritique-interne. Aux stations externes 4 et 11 on observe (tout au moins lors des deux premières années étudiées) une disparition presque complète du groupe pendant la saison sèche (juin à octobre), et en saison humide des variations irrégulières autour d'une moyenne de l'ordre de cote 3. La station 3 ne montre que des variations à première vue irrégulières, avec cependant, les deux premières années, une tendance à la raréfaction en fin de saison sèche. La station 10 montre une situation intermédiaire.

Le cycle annuel d'abondance obtenu par cartographie - planimétrie de la baie d'Ambaro en 1968-69 ne montre que des variations irrégulières, avec toutefois une diminution sensible au moment de l'arrivée des fortes pluies c'est-à-dire en décembre. Les répartitions horizontales à l'échelle de la baie, lors des 20 quadrillages, ne montre qu'une "patchiness" irrégulière.

L'extension de la population semble donc déterminée uniquement par celle des eaux de caractère néritique-interne. Cette conclusion est confirmée par les résultats de la radiale (carte figure 2) ayant rejoint, à cinq époques différentes, le fond de la baie d'Ambaro au talus continental (figure 39, que l'on comparera avec la figure 2b de l'article inséré en § 1 ci-dessus, représentant l'extension de la stratification hydrologique aux mêmes dates). Notons, enfin, que la saison sèche 1965 se caractérise par la persistance, en zone néritique-externe, des valeurs d'abondance de saison humide, ce qui confirme la persistance exceptionnelle à cette époque de caractères **très néritiques sur l'ensemble du plateau.**

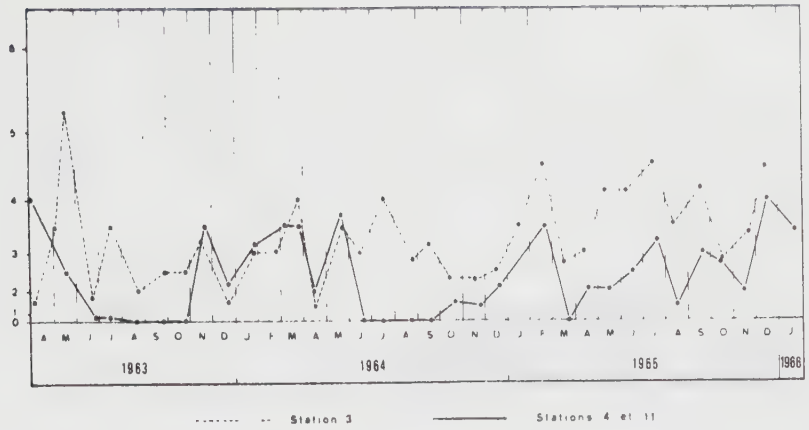
3-4 - Chaetognathes. Ce groupe a été traité dans deux notes préliminaires, signalant déjà 17 espèces (FURNESTIN et RADIGUET, 1964 ; FRONTIER et al., 1971) et fait actuellement l'objet d'une étude détaillée (BOUR, en préparation).

L'embranchement, considéré dans son ensemble, montre au dessus du plateau continental (à l'exclusion du proche large), et en dépit des grandes irrégularités de capture, un cycle annuel d'abondance comprenant un maximum en saison chaude et un minimum en saison fraiche. Ce cycle est plus accentué en zone néritique externe qu'interne (figure 40). Comme pour les groupes précédents, la diminution de saison sèche est, en zone néritique externe, moins prononcée en 1965 qu'en 1963 et 64.

Sagitta enflata GRASSI constitue presque toujours environ la moitié de l'effectif en Chaetognathes d'une récolte. Cette espèce se répartit presque uniformément de la côte au proche large, l'abondance étant toutefois un peu plus forte sur la moitié interne du plateau. Ses variations saisonnières d'abondance suivent sensiblement celles de l'ensemble du groupe.

Les autres espèces semblent se répartir de façon assez nette en fonction d'exigences écologiques. La plupart manifestent une répartition préférentielle à l'intérieur du gradient côte-océan. Donnons-en trois exemples caractéristiques :

a



b

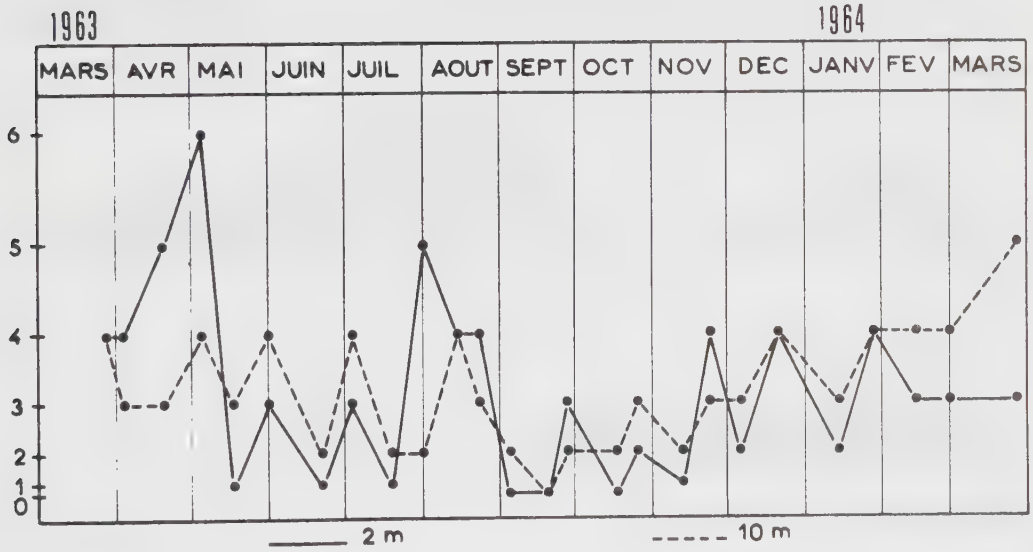


Figure 38 - Variations saisonnières d'abondance des Cténaires Cydippoïdes.
a : stations 3, 4, 11 ; Moyennes entre 2 et 10 m (extrait de FRONTIER, 1970a);
b : station 10, 2 et 10 m (extrait de FRONTIER, 1966 c).

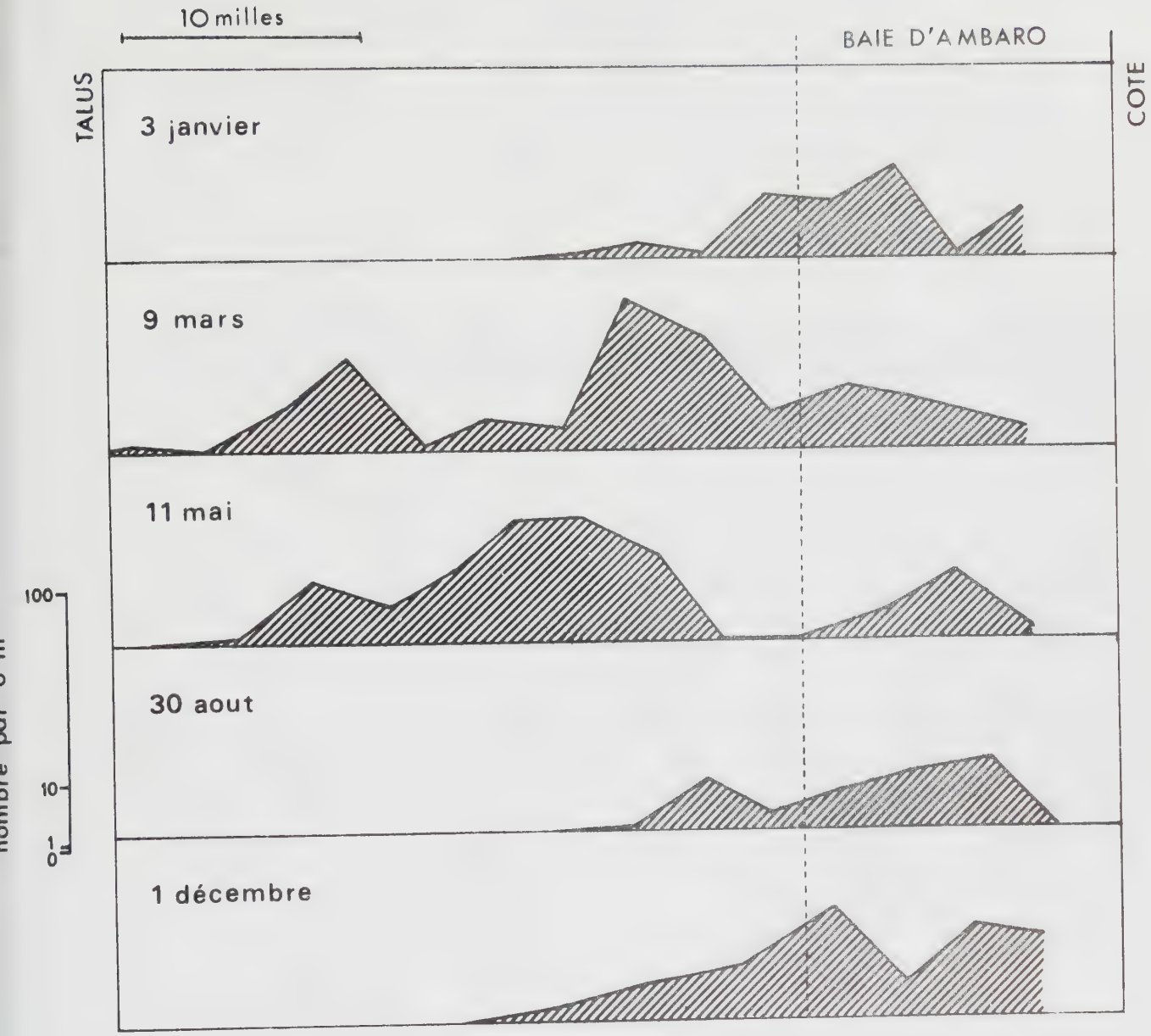
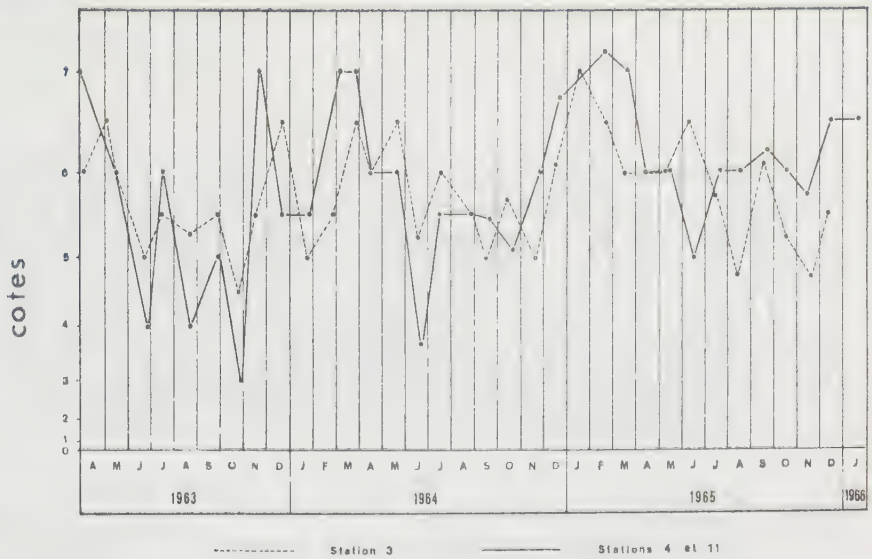


Figure 39 - Répartition des Cténaires Cydippoïdes le long d'une radiale côte-talus, à cinq époques de l'année.
(extrait de FRONTIER et al., 1971)

a



b

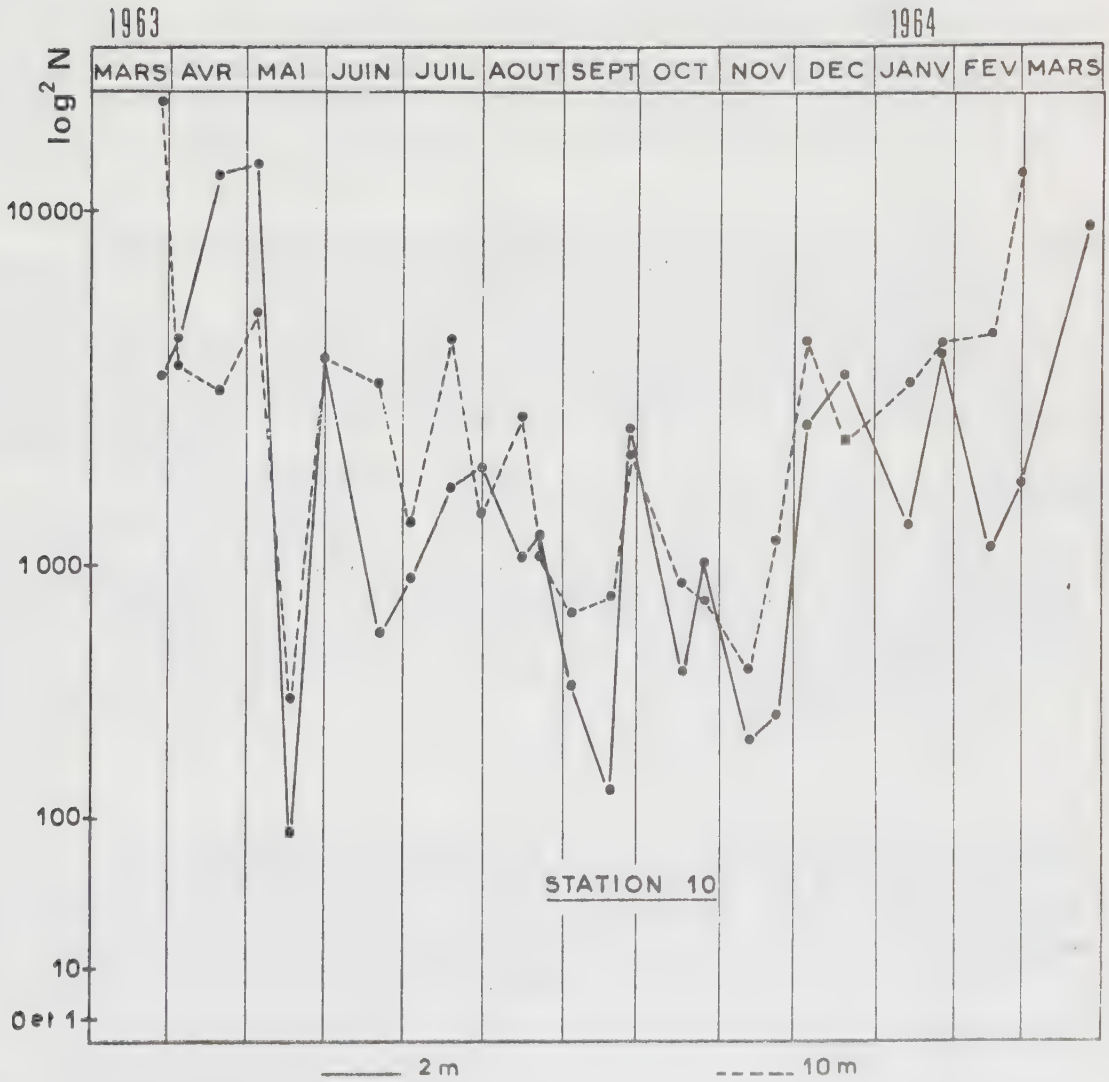


Figure 40 - Variations saisonnières d'abondance des Chaetognathes.
a : stations 3, 4, 11 : moyennes entre 2 et 10 m (extrait de FRONTIER, 1970a);
b : station 10, à 2 et 10 m (extrait de FRONTIER, 1966 c).

AIDA

Sagitta neglecta (figure 41 a) se développe essentiellement sur la moitié interne du plateau continental. Son extension vers le large, liée à la dérive de surface de la circulation "estuaire", est maximale en mars, minimale en saison sèche où elle se trouve refoulée dans les baies par l'homogénéisation du milieu à partir du large.

Ce schéma de répartition spatio-temporelle se rencontre également chez S. littoralis DALLOT, S. bedfordii DONCASTER et Krohnitta pacifica AIDA, qui peuvent donc être considérées comme caractéristiques du peuplement néritique-interne.

Sagitta ferox DONCASTER (figure 41 b) se rencontre essentiellement au dessus de la partie médiane du plateau continental, se raréfiant en direction du talus continental et dans les baies. Elle diminue d'abondance dès le début de la saison sèche, et a presque complètement disparu en août, sauf dans les baies. Il s'agit donc d'une espèce néritique-externe très peu tolérante vis à vis de l'influence océanique. S. robusta DONCASTER a une répartition radiale voisine de la précédente, mais ne se rencontre en nombre appréciable qu'à partir du début de la saison sèche, étant refoulée dans les baies en août et disparaissant ensuite.

Sagitta serratodentata pacifica TOKIOKA (figure 41 c) est de tendance océanique et tolère son transport au dessus de la partie externe du plateau. Ce transport a lieu, suivant les époques de l'année, de deux façons : par très petits nombres en saison humide, grâce au courant de fond de la circulation "estuaire" (maximum en mars) ; plus abondamment en saison sèche par diffusion latérale consécutive à l'homogénéisation du milieu néritique (maximum en septembre-octobre).

Ce schéma correspond à celui d'un bon nombre d'espèces : S. regularis AIDA, S. minima GRASSI, S. bedoti BERANECK (qui pénètre en saison humide jusque dans le baies grâce à la circulation "estuaire" et s'y maintient jusqu'en mai), S. hexaptera D'ORBIGNY, Pterosagitta draco KROHN, etc. Cette dernière espèce est abondante au large dans les 50 m superficiels, tolère particulièrement bien des conditions néritiques point trop côtières, et constitue un indicateur sensible de transport d'eau du proche-large au dessus du plateau continental (figure 42).

3-5 - Annélides Polychaètes. Nous avons dénombré séparément, dans quelques séries de récoltes, les quatre principales familles d'Annélides holoplanctoniques : Lopadorrhynchidae, Alciopidae, Tomopteridae, Typhloscolecidae, et les Annélides méroplanctoniques à l'exclusion des formes larvaires (donc essentiellement, les formes épigames).

Les variations saisonnières d'abondance en une station étant voisines pour les quatre premières familles (FRONTIER, 1966 c, fig.18), nous avons suivi les effectifs totaux. On observe à la station 3 des variations irrégulières autour d'une moyenne assez faible, sans périodicité apparente ; pendant le même intervalle de temps aux stations néritiques-externes, l'abondance varie entre des valeurs très faibles en saison sèche, et des valeurs

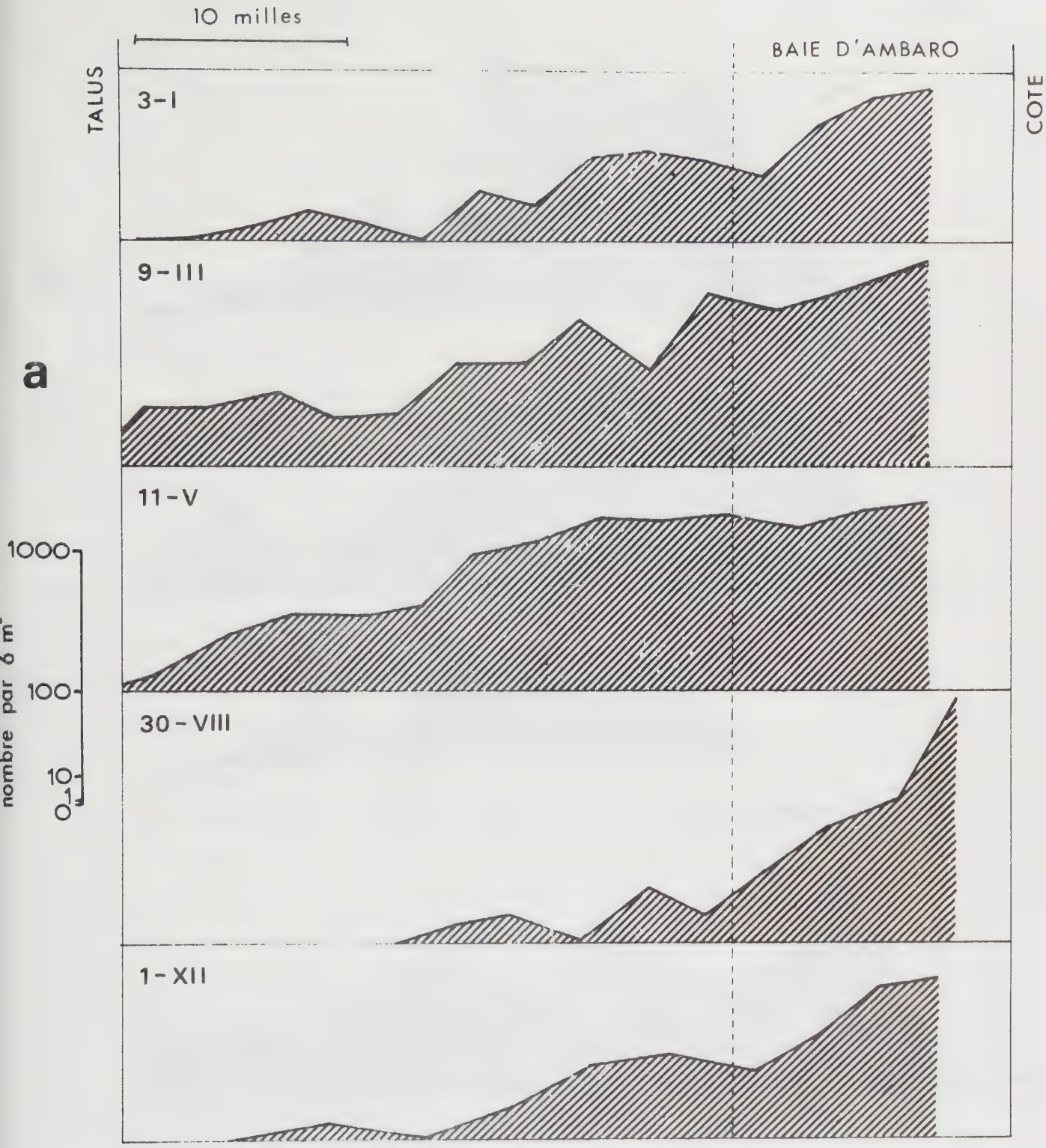


Figure 41 - Répartitions de trois espèces de Chaetognathes le long d'une radiale côte-talus, à cinq époques différentes.
a : Sagitta neglecta ; b : S. ferox ; c : S. pacifica.
(extrait de FRONTIER et al., 1971)

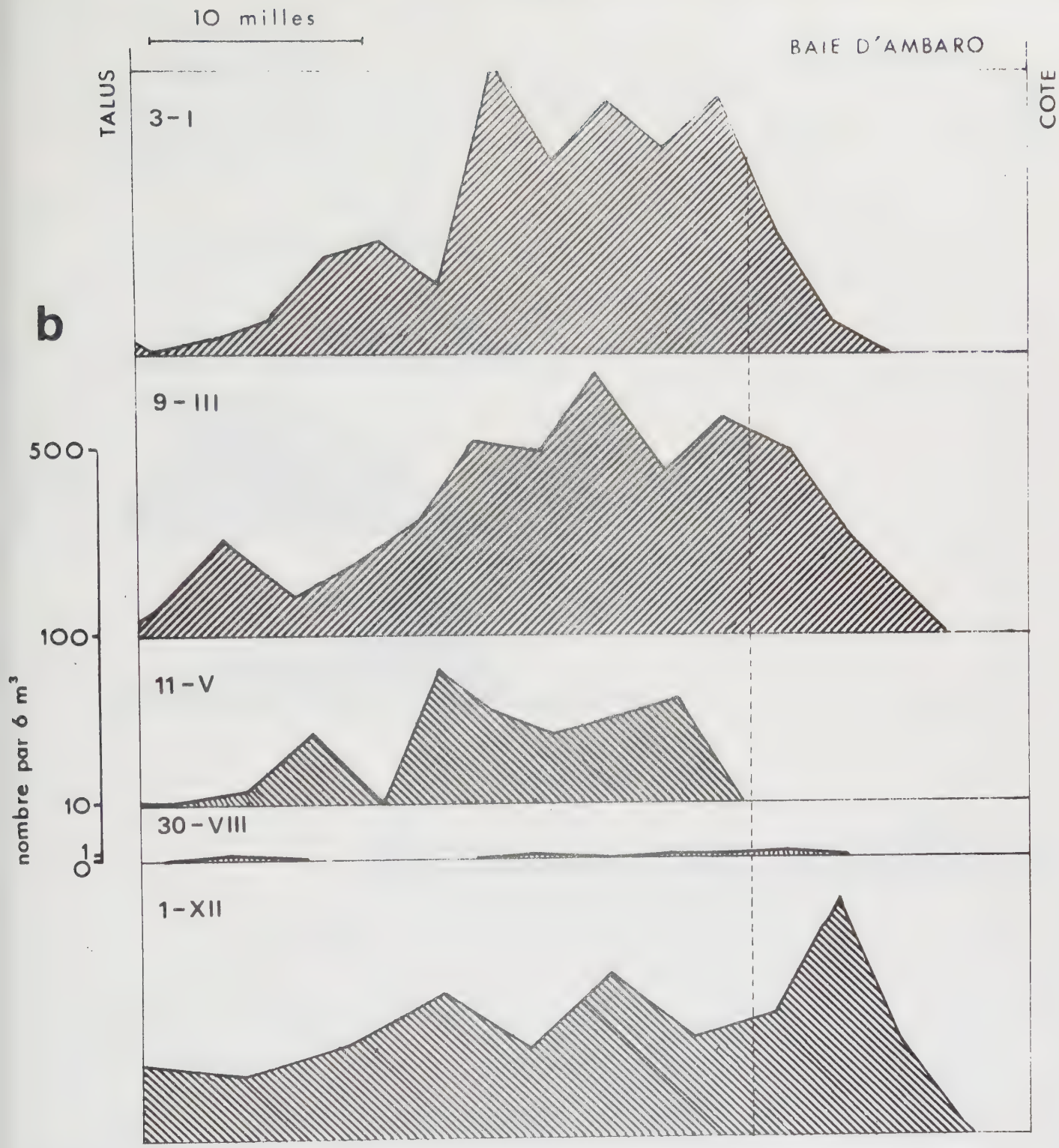


Figure 41 (suite)

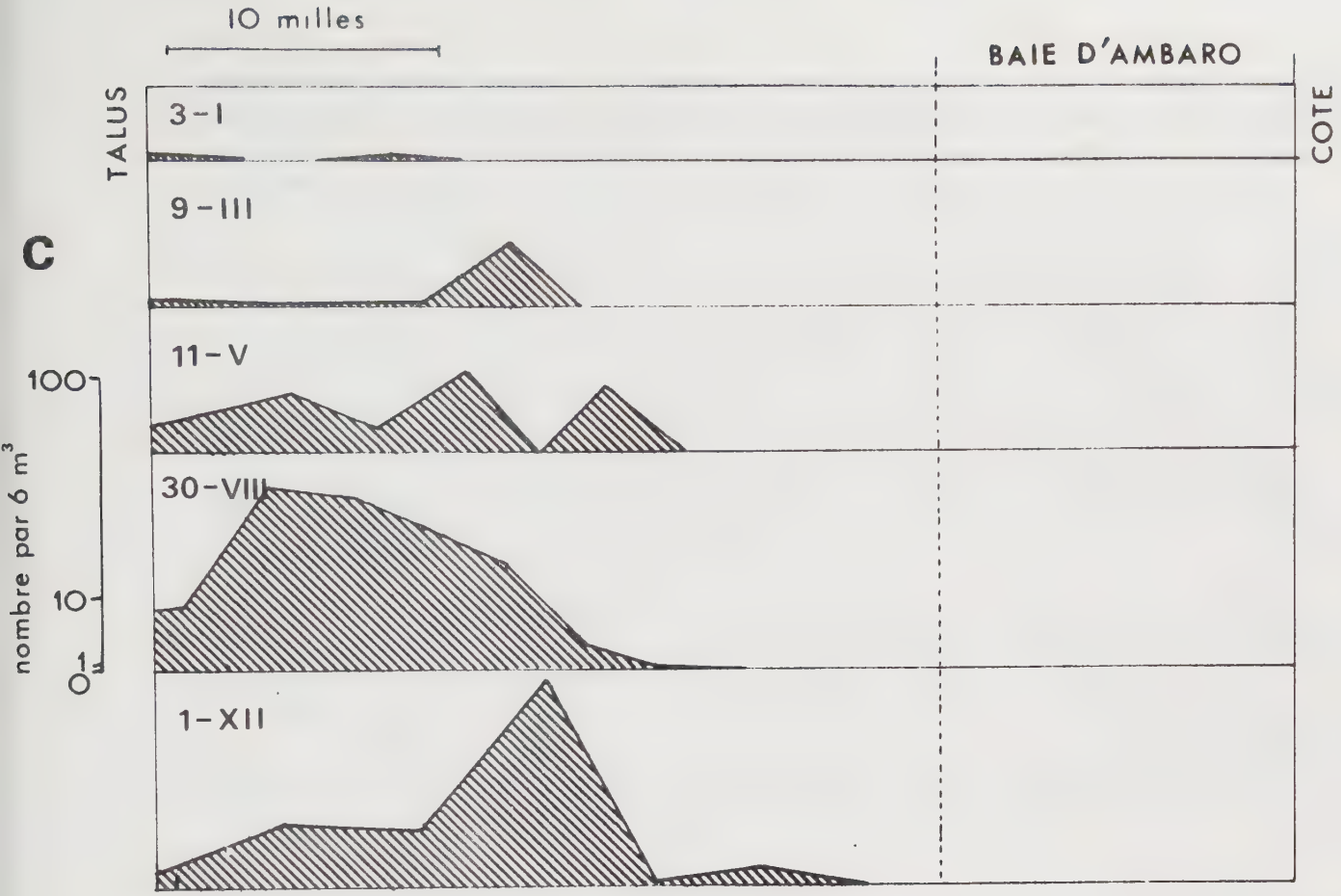


Figure 41 (suite)

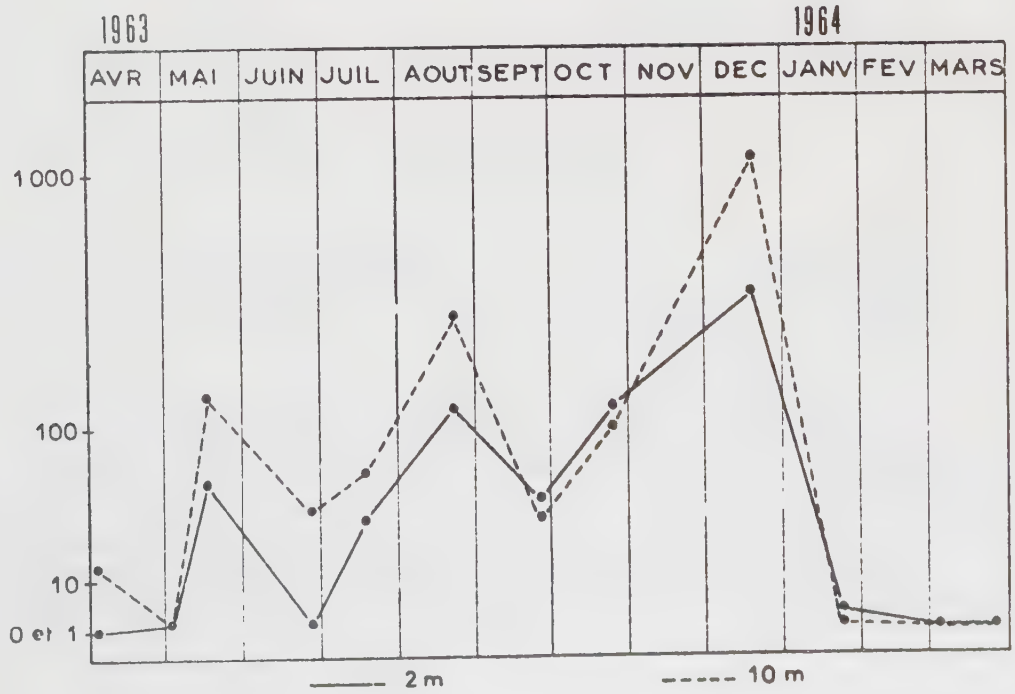


Figure 42 - Variations d'abondance de Pterosagitta draco à la station 10. (extrait de FRONTIER, 1966 c).

élevées en saison humide, le passage d'une situation à l'autre étant brusque (figure 43). Toutefois, lors de la troisième saison sèche étudiée, l'abondance se maintient au voisinage des valeurs caractéristiques de la zone néritique interne : le phénomène signalé dans ce qui précède se confirme une fois de plus.

Aux stations du proche large on observe, en dépit des fortes irrégularités, une abondance moyenne plus importante en saison sèche (juin - décembre).

Nous en concluons que les organismes rencontrés en ces trois types de localisation appartiennent à trois groupes d'espèces distincts : un groupe néritique-interne d'abondance à peu près constante ; un groupe néritique-externe présentant de fortes variations saisonnières d'abondance (et sans doute remplacé lors de la saison sèche 1965 par le peuplement précédent) ; enfin un groupe spécifique du proche-large, montrant des variations saisonniares inverses du précédent. Il serait intéressant de reprendre la question sur la base de la distinction des espèces.

Les formes épigames (figure 43 b) montrent, à toutes les stations néritiques, un cycle annuel comportant de fortes valeurs de novembre ou décembre à avril ou mai, et une période de très faible abondance coincidant avec la saison sèche.

La saison sèche 1965 ne se singularise pas : le peuplement d'Annélides benthiques à émission d'épigames ne semble pas avoir été affecté dans sa biologie par l'accident hydrologique.

3-6 - Copépodes. Le groupe a été étudié à Nosy Be par BINET et DESSIER (1967, 1968). Ces auteurs distinguent :

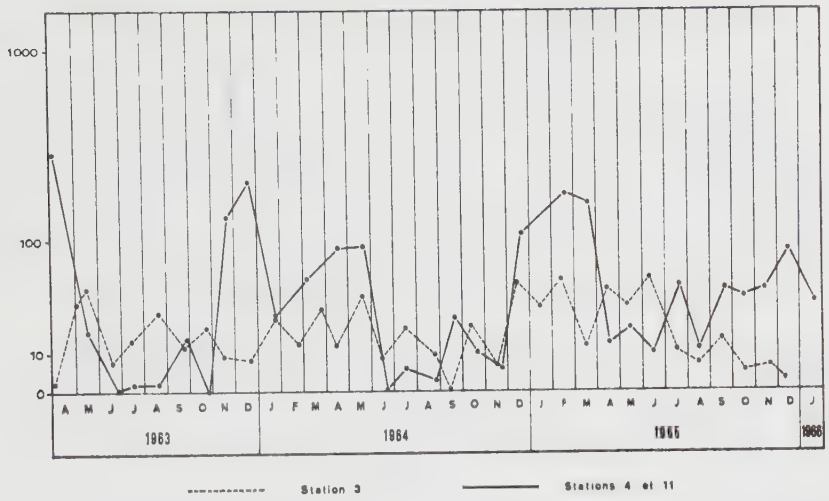
- des espèces bathypélagiques, rencontrées uniquement dans les traits verticaux réalisés au large, et que nous ne considérerons pas ici ;
- des espèces océaniques de surface, tolérant divers degrés de pénétration en milieu néritique ; ce sont les plus nombreuses ;
- des espèces néritiques ;
- quelques espèces à répartition indifférente.

Nous reprendrons cette liste avec certaines modifications.

Espèces océaniques superficielles. 68 espèces sont signalées. Le plus grand nombre (52) se montrent très peu tolérantes aux conditions néritiques, n'étant qu'exceptionnellement présentes aux stations de la partie externe du plateau.

Les deux groupes distingués par BINET et DESSIER ("Espèces les moins tolérantes à l'égard des eaux néritiques" et "Espèces pénétrant couramment au dessus du plateau continental") semblent simplement correspondre à une classification des espèces selon leur abondance dans les eaux du proche-large et par conséquent sur le bord externe du plateau. Les espèces les plus importantes numériquement (telles que Pleuromamma abdominalis (LUBBOCK)) montrent, au niveau du talus continental, un maximum d'abondance

a



b

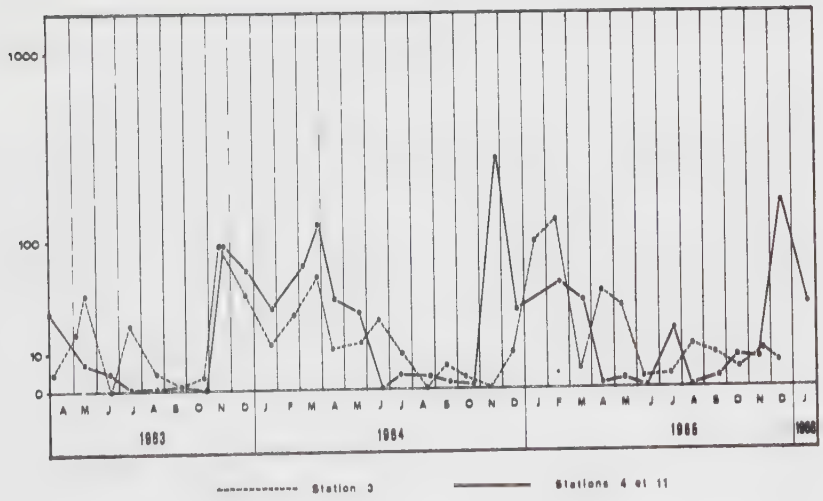


Figure 43 - Variations d'abondance des Annélides Polychètes aux stations 3, 4, 11.
a : formes holoplanctoniques ;
b : formes épigames.
(extrait de FRONTIER, 1970 a)

en saison des pluies (peut-être en rapport avec l'eutrophisation de la couche d'eau néritique à cette époque). Undinula darwinii (LUBBOCK) fait exception : elle est surtout abondante en fin de saison sèche.

La pénétration en zone néritique externe se produit principalement pendant la saison sèche, à la faveur de l'homogénéisation hydrologique (exemple: Oncaea mediterranea (CLAUS), figure 44). Toutefois, certaines présences exceptionnelles constatées en saison humide sont probablement à attribuer aux remontées d'eau froide jusque sur la marge externe du plateau, et que nous avons signalées dans la première partie de ce travail (exemple : Rhincalanus cornutus (DANA) en janvier 1964).

Seize espèces peuvent être considérées comme "océaniques-tolérantes", indicatrices d'une influence océanique sur le plateau continental. Leur présence dans la province néritique - qui se traduit parfois par l'installation de populations abondantes sur la partie externe du plateau, et par une pénétration jusqu'à la limite extérieure des baies - est liée à la saison sèche. Citons Acartia negligens DANA, A. danae GIESBRECHT, Oithona plumifera BAIRD, O. tenuis ROSENDORN, Sapphirina nigromaculata CLAUS, et les espèces du sous-genre Corycella (genre Corycaeus) (figures 46 et 50).

Vingt-six espèces marquent une tendance néritique, qui peut se manifester suivant deux modalités principales, correspondant aux peuplements néritiques-externe et interne déjà mis en évidence.

Les espèces néritiques-externes se développent préférentiellement sur la moitié externe du plateau continental, mais envahissent le proche-large en été à la faveur de la dérive de surface, et la partie externe des baies en hiver austral à la faveur de l'homogénéisation hydrologique. Le développement maximal de ces populations a souvent lieu en saison humide - époque à laquelle elles pénètrent parfois dans les baies par le contre-courant profond de la circulation "estuaire". Toutefois, les maxima d'abondance des différentes espèces se succèdent dans le temps, et l'abondance de l'ensemble du groupe conserve un même ordre de grandeur toute l'année, à l'exception d'une chute en août-septembre (figure 45). La figure 47 fait apparaître que Centropages orsinii GIESBRECHT montre un maximum d'abondance en octobre-décembre, et C. furcatus (DANA) en février-mars ; il s'ensuit, en raison des mouvements saisonniers de la couche d'eau néritique, que l'aire de répartition de la seconde espèce est située dans l'ensemble plus au large que la première.

A ce groupe d'espèces appartiennent également Temora discaudata GIESBRECHT, Oithona oculata FARRAN, Canthocalanus pauper (GIESBRECHT), Acartia amboinensis CARL. Cette dernière est en fait abondante pendant presque toute l'année depuis les baies jusqu'au talus continental, et pourrait donc être classée comme "holonéritique" ; toutefois elle constitue des essaims extrêmement denses, reconnaissables à la couleur bleue des récoltes planctoniques, en zone néritique externe seulement. Des chutes d'abondance de la même espèce s'observent au cours de la saison sèche sur la partie externe du plateau ; l'espèce est alors remplacée par Acartia fossae GURNEY

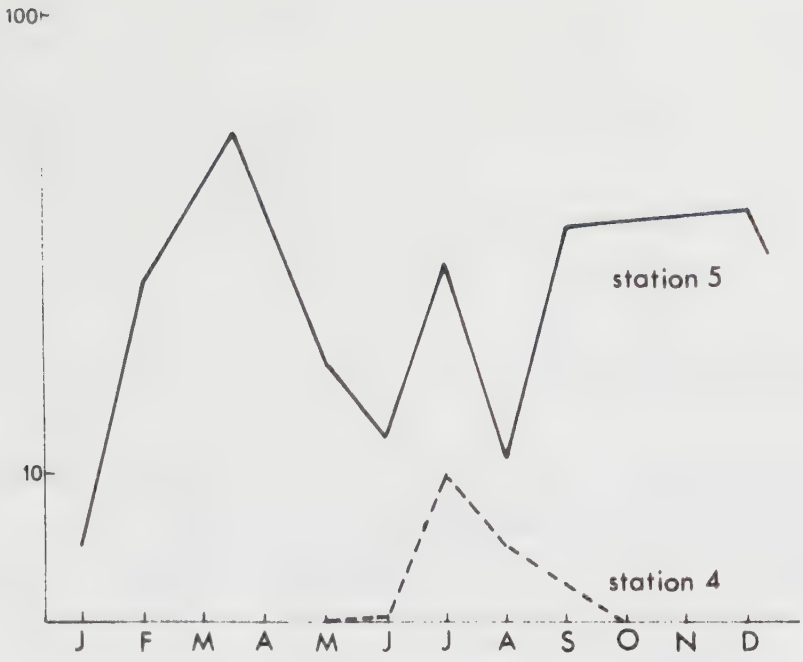


Figure 44 - Variations d'abondance de Oncaea mediterranea aux stations 4 (zone néritique externe) et 5 (talus).
(extrait de BINET et DESSIER, 1967)

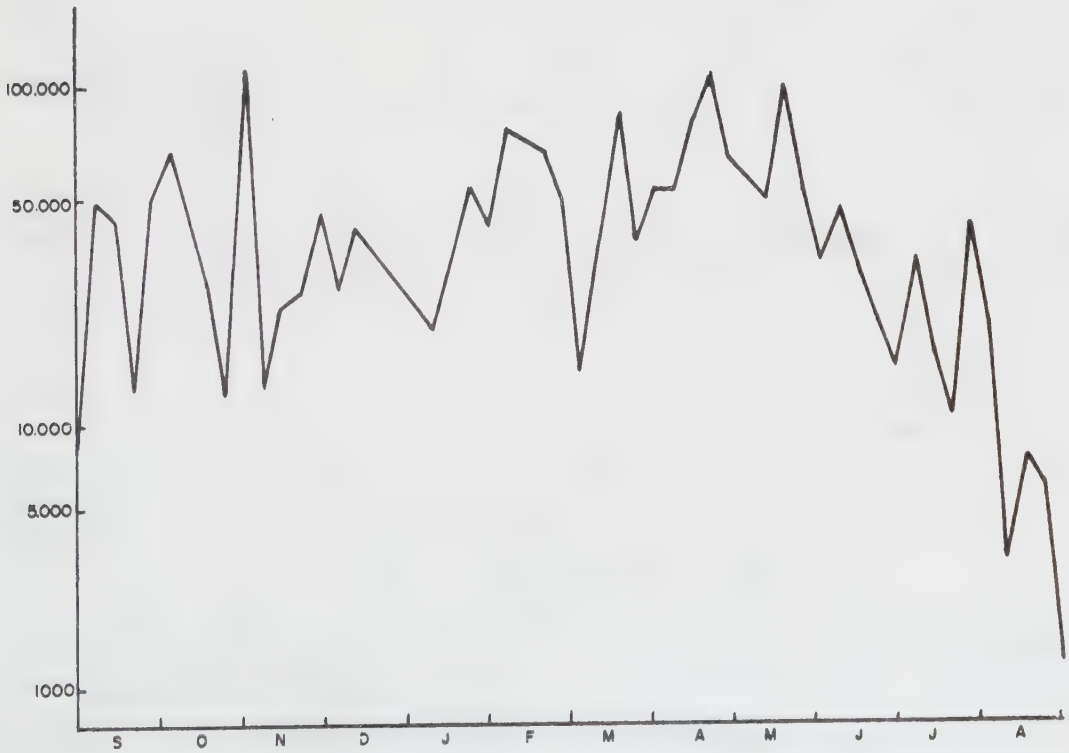


Figure 45 - Variations d'abondance du total des Copépodes à la station 11.
(extrait de BINET et DESSIER, 1968)

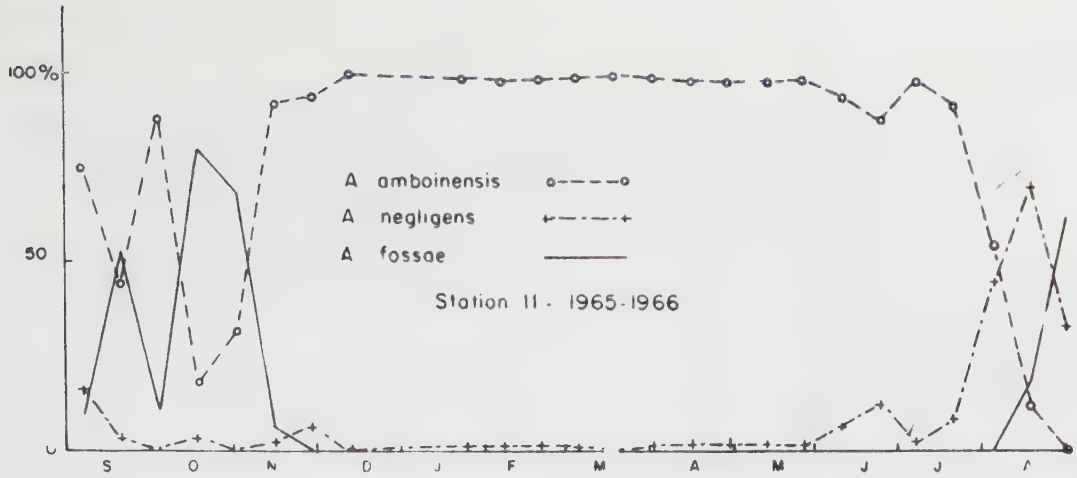


Figure 46 - Station 11 (néritique-externe) : variations du pourcentage, par rapport au total des Acartia, des trois espèces : A. amboinensis, A. fossae (néritiques-externes) et A. negligens (océanique tolérante).
(extrait de BINET et DESSIER, 1968)

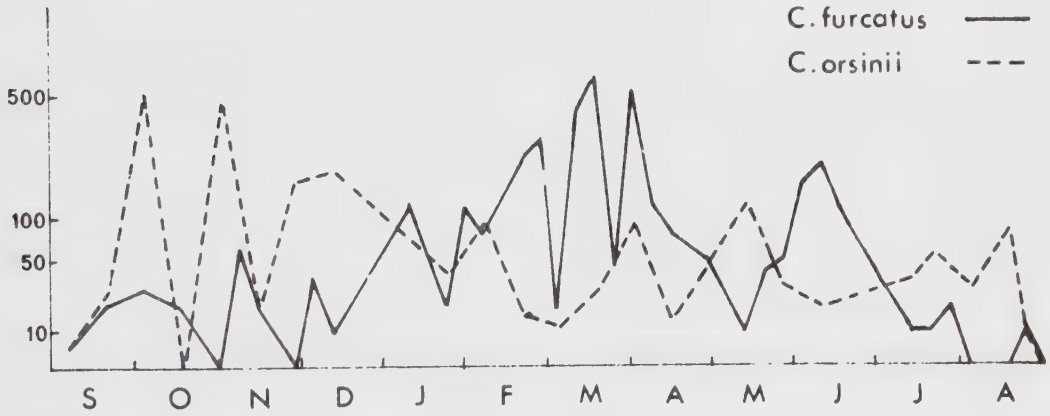


Figure 47 - Variations d'abondance de Centropages furcatus et C. orsinii à la station 11 (néritique-externe).
(extrait de BINET et DESSIER, 1967)

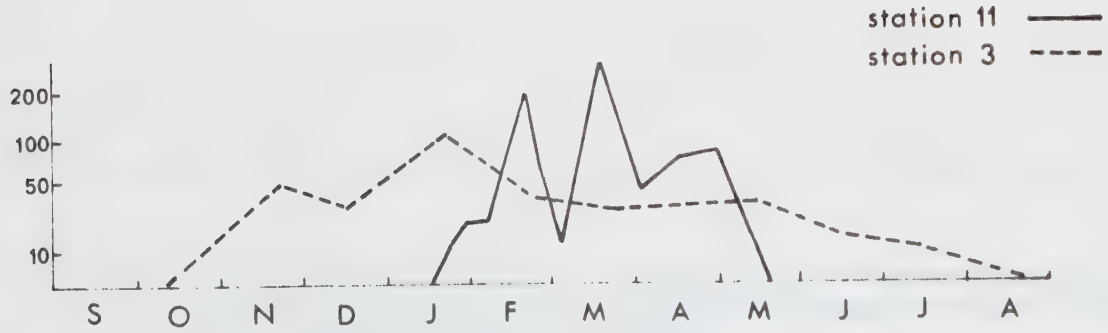


Figure 48 - Variations d'abondance de Tortanus gracilis aux stations 3 (néritique-interne) et 11 (néritique-externe).
(extrait de BINET et DESSIER, 1967)

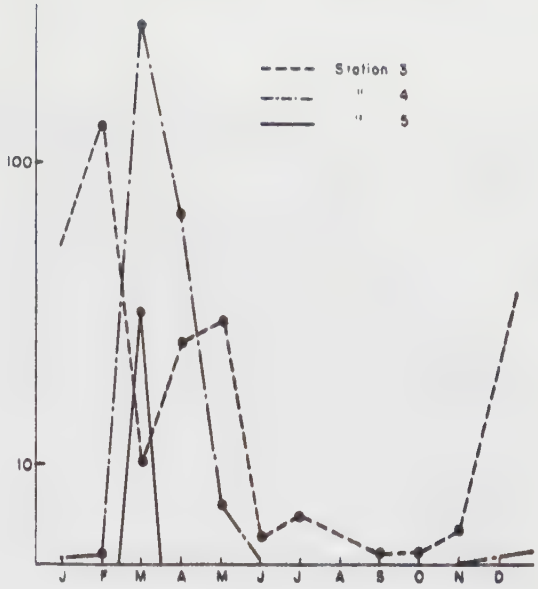


Figure 49 - Variations d'abondance de Scottula ambariakae aux stations 3 (néritique-interne), 4 (néritique externe) et 5 (talus).
(extrait de BINET et DESSIER, 1968)

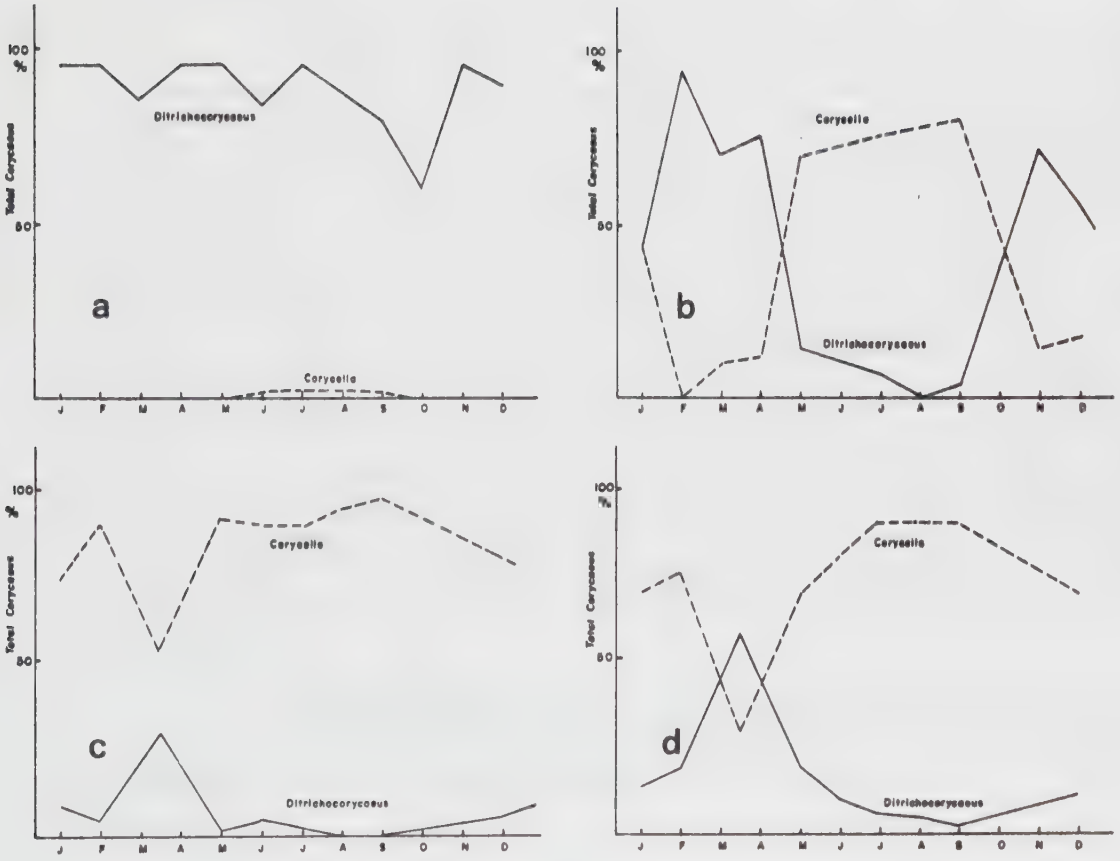


Figure 50 - Variations du pourcentage, par rapport au total des Corycaeus, des deux principaux genres : Ditrichocorycaeus (néritique interne) et Corycella (océanique tolérante).
a : station 3 (traits fond-surface) ; b : station 4 (id.) ;
c : station 5 (0-50 m) ; d : station 5 (50-100 m).
(extrait de BINET et DESSIER, 1968)

ou par l'espèce océanique-tolérante Acartia negligens DANA.

Temora discaudata présente une singularité. L'espèce est manifestement néritique-externe ; son développement maximal a lieu sur la partie externe du plateau continental, en saison humide. Cependant, son abondance dans les eaux du proche-large est maximale en août-septembre, alors que l'espèce est presque complètement absente de la zone néritique. Il se pourrait que nous soyions en présence de deux populations indépendantes, voire de deux sous-espèces, ainsi que celà a été constaté plus haut pour Cavolinia longirostris (Ptéropode) et pressenti pour Atlanta gaudichaudi (Hétéropode).

Espèces néritiques-internes. Elles se développent principalement dans les baies, où elles sont souvent pérennantes. En saison des pluies, elles envahissent le plateau continental, s'étendant plus ou moins loin vers le large suivant les cas, parfois jusqu'au talus continental. En fin de saison sèche, il arrive qu'elles diminuent d'abondance et même disparaissent dans la partie externe des baies.

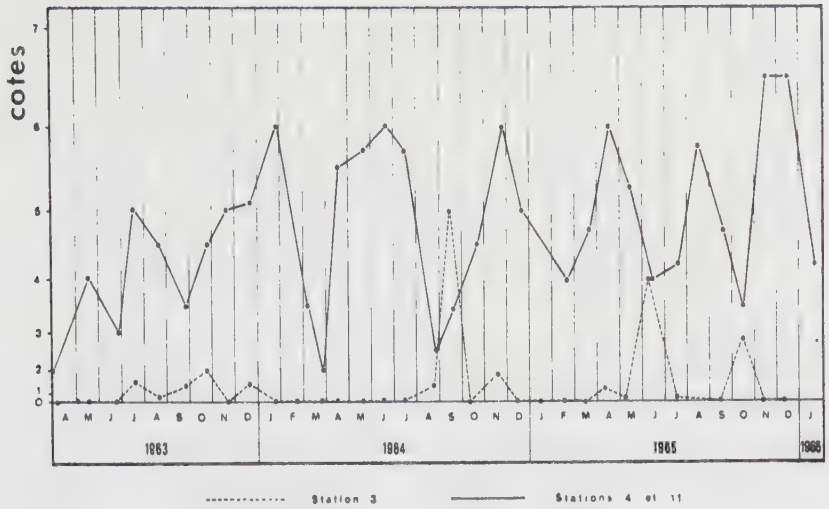
Eucalanus subcrassus GIESBRECHT est le Copépode le plus abondant toute l'année à la station 3, où il montre des variations très atténuées ; il est numériquement important à la station 11 entre novembre et juin (trois pics d'abondance), et presque absent le reste de l'année. L'espèce suivante dans l'ordre des abondances à la station 3 est Temora turbinata (DANA), qui disparaît presque complètement en fin de saison sèche, et atteint (en petit nombre) la station 5 en mars. Tortanus gracilis (BRADY) se rencontre de novembre en juillet à la station 3, et de janvier à mars à la station 11 (figure 48) ; on ignore si la population persiste pendant la saison sèche dans la partie interne des baies. Scottula ambariakae BINET et DESSIER n'est abondante qu'en saison des pluies à la station 3, en mars-avril à la station 4, et ne se rencontre qu'en mars à la station 5 (figure 49). Des schémas analogues sont suivis par Candacia bradyi SCOTT, Calanopia elliptica (DANA), Labidocera minuta GIESBRECHT, L. acuta (DANA), L. laevidentata (BRADY), Euterpina acutifrons (DANA) et les espèces du sous-genre Ditrichocorycaeus (genre Corycaeus). La figure 50 représente les variations de pourcentage, par rapport à l'ensemble des Corycaeus, des deux principaux sous-genres : Corycella (océanique-tolérant) et Ditrichocorycaeus (néritique-interne) aux stations 3, 4 et 5.

Oithona simplex FARRAN et attenuata FARRAN sont holonéritiques, et montrent plusieurs pics d'abondance au cours de l'année. Macrosetella gracilis (DANA), et Microsetella spp. sont à répartition indifférente.

3-7 - Euphausiacés.

Nous avons étudié précédemment (§ 1) le cycle annuel et la répartition de Pseudeuphausia latifrons SARS, espèce néritique-externe. Nous ajoutons ici (figure 51 a) le graphique des variations d'abondance aux stations 3, 4 et 11 pendant trois ans. A la station 3 l'espèce est sporadique et présente en saison sèche seulement - ce qui confirme les conclusions du § 1 ; aux stations néritiques-externes, les variations sur trois ans évoquent une périodicité de l'ordre de 4 à 5 mois, indépendante

a



b

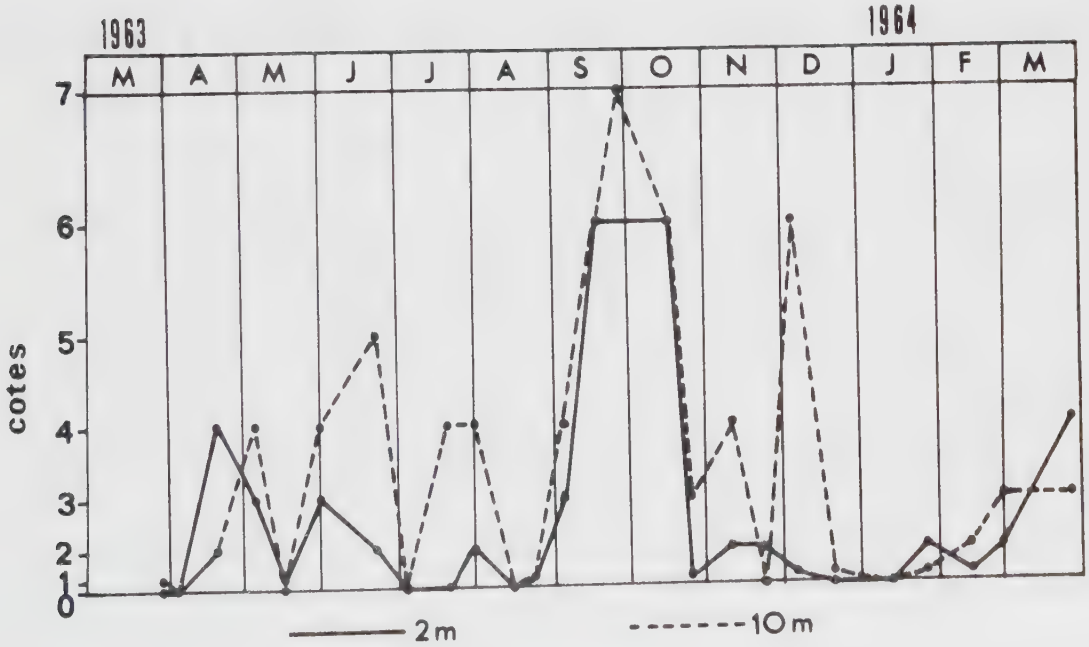


Figure 51 - Variations saisonnières d'abondance de Pseudeuphausia latifrons.
a : stations 3, 4 et 11 : moyennes entre 2 et 10 m (extrait de FRONTIER, 1970a;
b : station 10, 2 et 10 m.

des saisons hydroclimatiques. Aucune cause externe n'a pu être rapprochée de ce rythme, qui semble bien être d'origine interne. Il serait intéressant de reprendre la question en distinguant les stades de développements, qui sont faciles à déterminer.

Le schéma obtenu à la station 10 (figure 51 b) se rapproche de celui de la station 3 (maximum de septembre à décembre), à ceci près que l'espèce est présente toute l'année (cote 2 à 4 en général pendant la saison des pluies). La saison sèche 1965 ne se singularise pas.

Quelques espèces en provenance du large se rencontrent sporadiquement sur la moitié externe du plateau, essentiellement pendant la deuxième moitié de la saison sèche (figure 52). LE RESTE (1969) cite les espèces Euphausia diomedeae ORTMANN, E. tenera HANSEN, E. gibboides ORTMANN, Stylocheiron longicorne SARS, S. microphtalma HANSEN, S. carinatum SARS, S. suhmii SARS, S. affine HANSEN, comme océaniques-tolérantes.

3-8 - Larves de Crustacés Stomatopodes et Décapodes (Sergestidae exclus). Le méroplancton a été très peu étudié. Les larves de Crustacés Décapodes constituent toute l'année un élément quantitativement important du zooplancton néritique, particulièrement de celui de la zone néritique externe (caractère en rapport avec la richesse de la faune benthique sur la moitié externe du plateau continental). Des estimations d'abondances réalisées sur quelques séries de récoltes, on peut seulement dégager une plus grande richesse générale en saison chaude dans la zone néritique externe ; l'augmentation saisonnière semble s'amorcer en octobre ou novembre, c'est-à-dire à l'époque où la température des eaux augmente sans qu'il se manifeste encore de dessalure. Nous n'avons pas observé de tendance saisonnière en zone néritique interne. Quant à l'augmentation de saison humide, maximale en janvier, constatée à la station 5, elle semble devoir être attribuée à la dérive des eaux néritiques en surface vers le large, plutôt qu'à une émission de formes larvaires à partir des populations benthiques du talus.

Signalons que certaines formes larvaires, telles que des larves de Thalassinidae, effectuent des migrations nycthémérales très marquées, étant dispersées dans toute la couche d'eau pendant la nuit, et concentrées près du fond le jour. Ce n'est toutefois pas le cas général.

Les larves des Penaeides de la zone des baies ont fait l'objet d'un travail approfondi de LE RESTE (1971, 1973 a, b, c). Ces larves sont liées aux populations de Crevettes localisées dans les baies, où elles sont pêchées industriellement : essentiellement Penaeus indicus H. MILNE EDWARDS (qui constitue 90% du stock d'adultes), P. semisulcatus DE HAAN et Metapenaeus monoceros (FABRICIUS). L'auteur met en évidence une succession de 5 maxima principaux de ponte dans l'année (février-mars, mai, juillet-août, octobre, décembre). Les protozoés se trouvent réparties dans la baie d'Ambaro comme le sont les sédiments vaseux et sablo-vaseux - ce qui implique une liaison entre le type de sédiment et le déclenchement des pontes. Les larves se

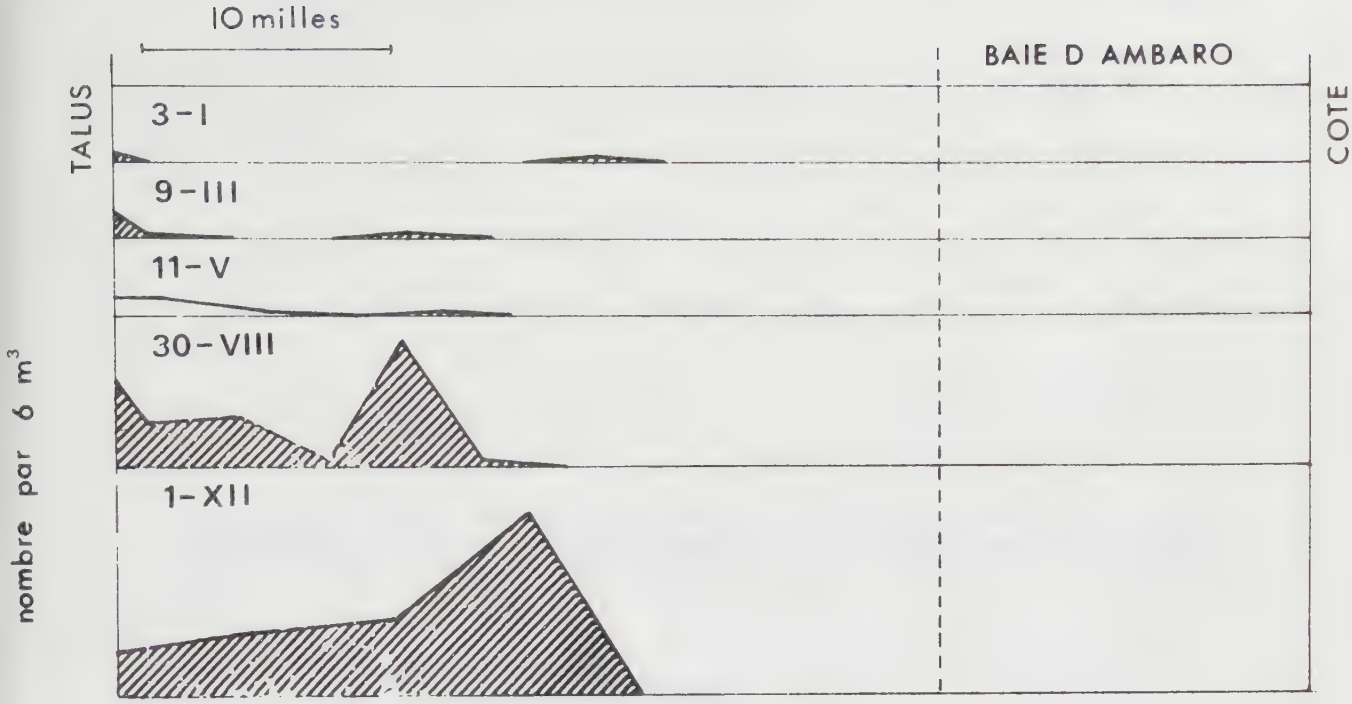


Figure 52 - Répartition des Euphausiacés océaniques-tolérants le long d'une radiale côte-talus, à 5 époques de l'année.
(extrait de FRONTIER et al., 1971)

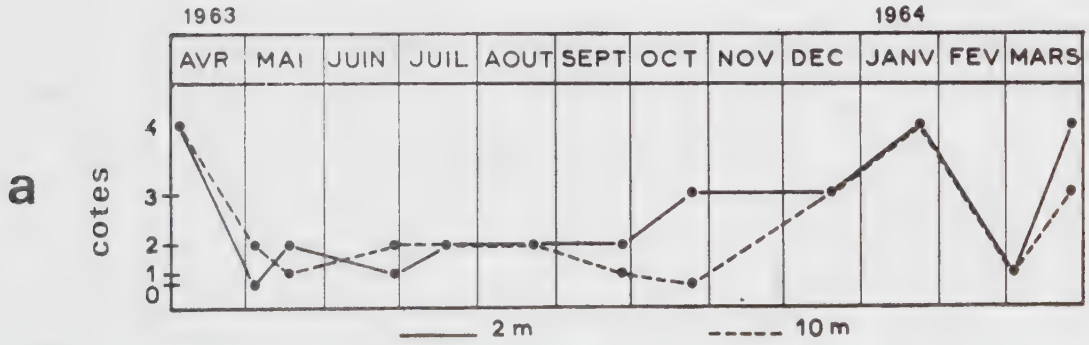
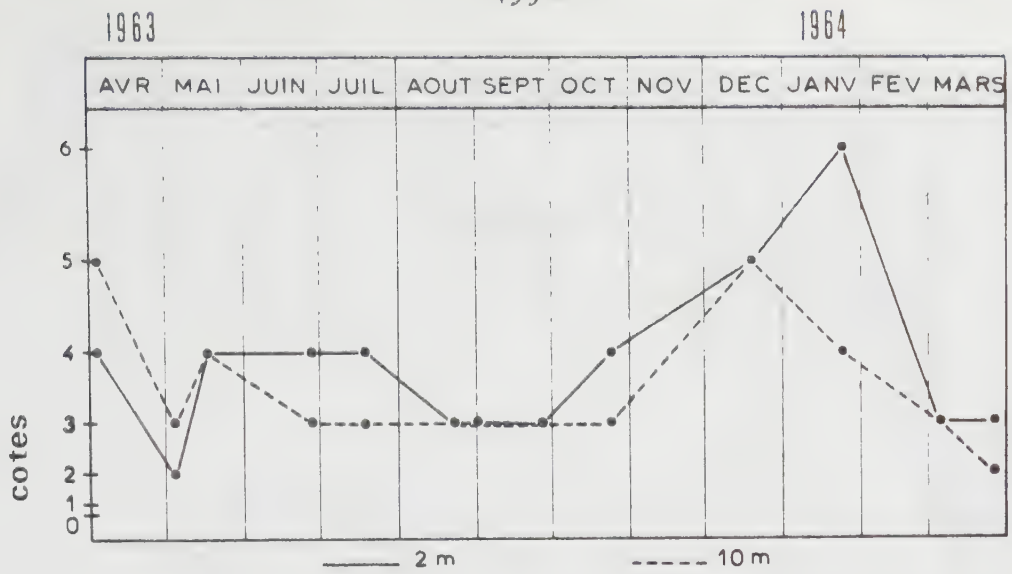
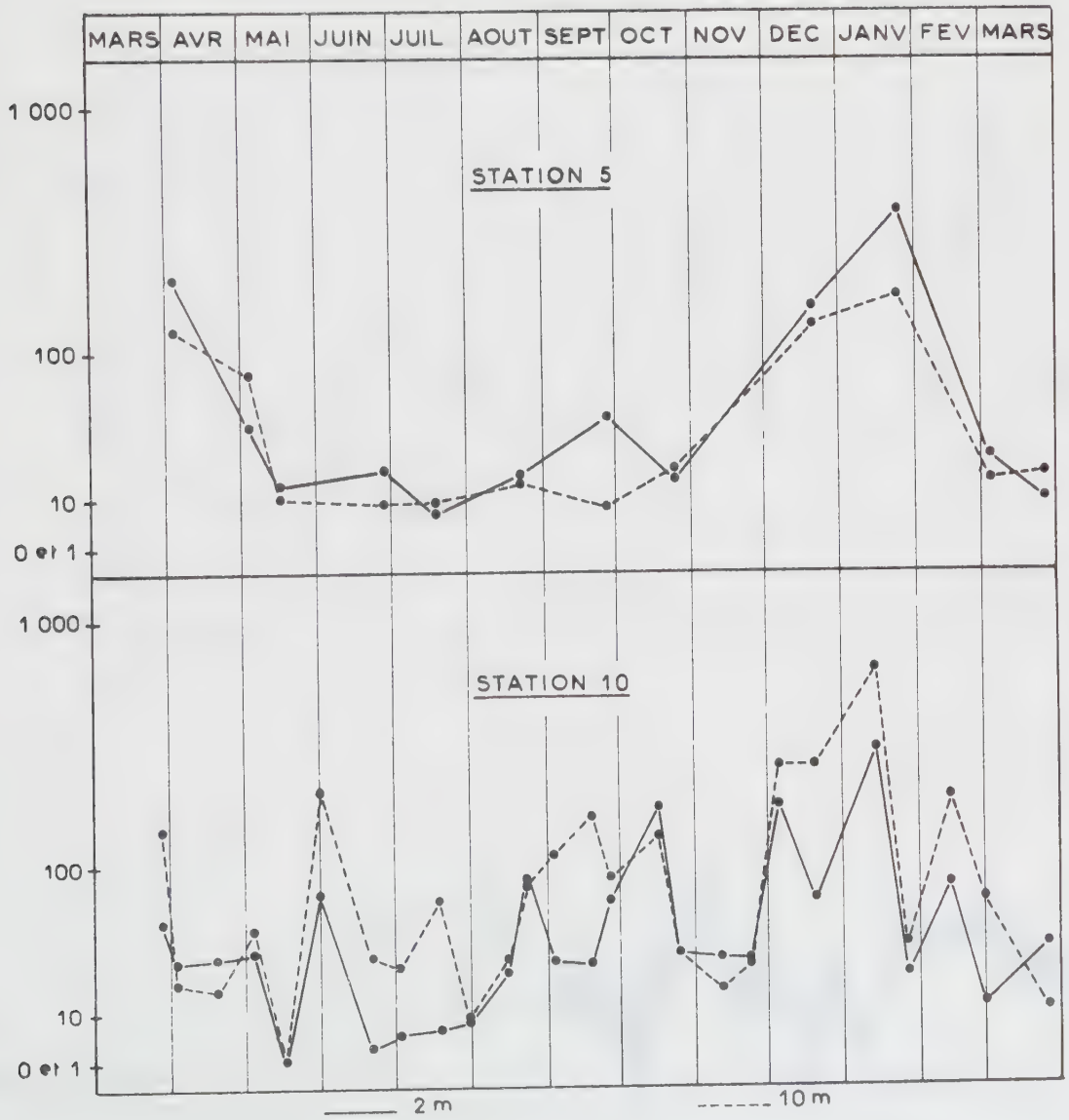


Figure 53 - Variations saisonnières d'abondance des larves de Crustacés Stomatopodes et Décapodes.
a : station 5 , Stomatopodes ; b : station 5, Natantia ;
c : stations 5 et 10, Anomoures ; d : stations 5 et 10, Brachyoures ;
e : stations 4 et 11, Natantia, Anomoures et Brachyoures (enveloppes des courbes).
(extrait de FRONTIER, 1966 c et 1970 a)

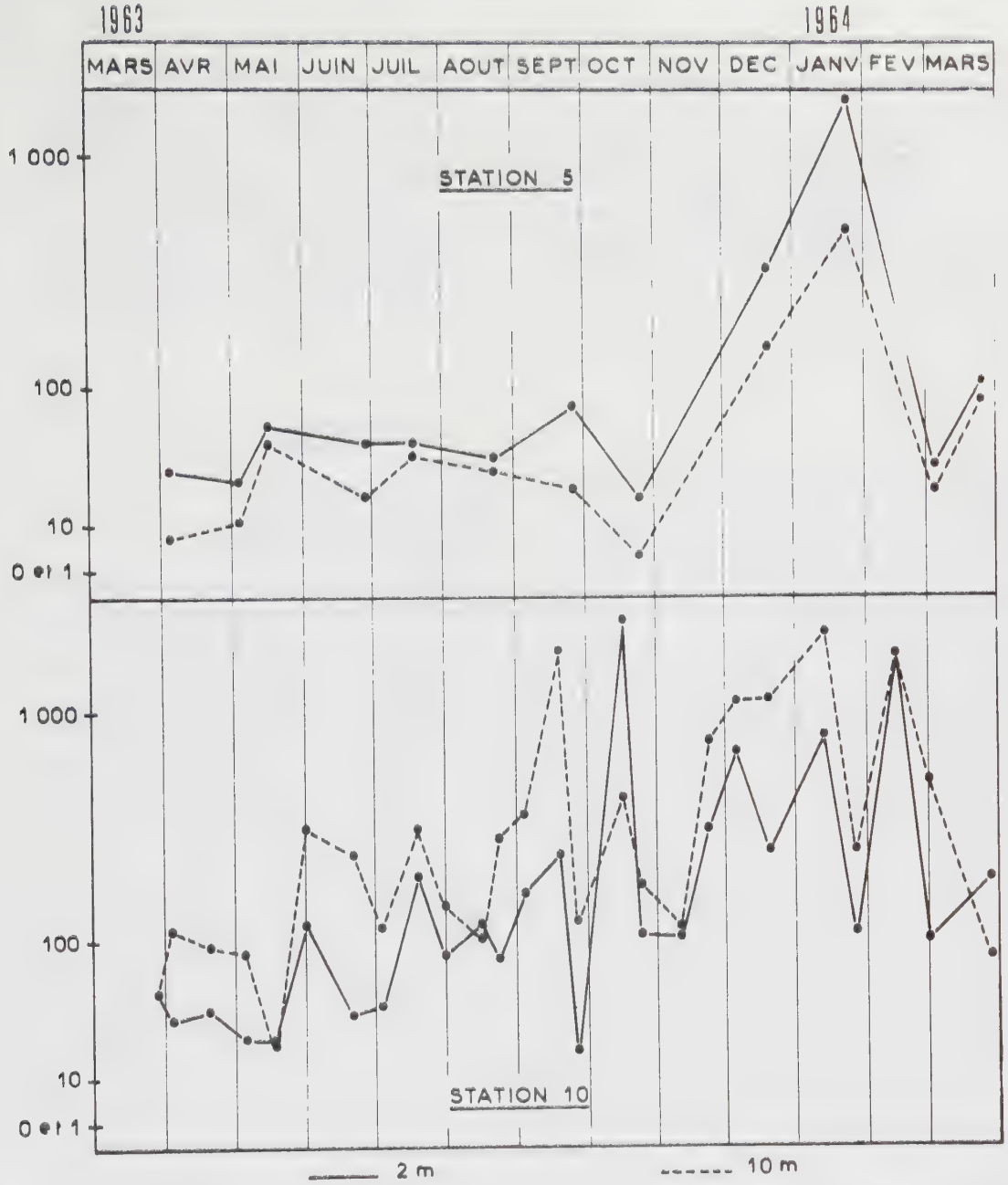
b


1963
1964
AVR
MAI
JUIN
JUIL
AOUT
SEPT
OCT
NOV
DEC
JANV
FEV
MARS
cotes
6
5
4
3
2
1
0
2 m
10 m

c


MARS
AVR
MAI
JUIN
JUIL
AOUT
SEPT
OCT
NOV
DEC
JANV
FEV
MARS
1 000
100
10
0 et 1
STATION 5
STATION 10
2 m
10 m

d



e

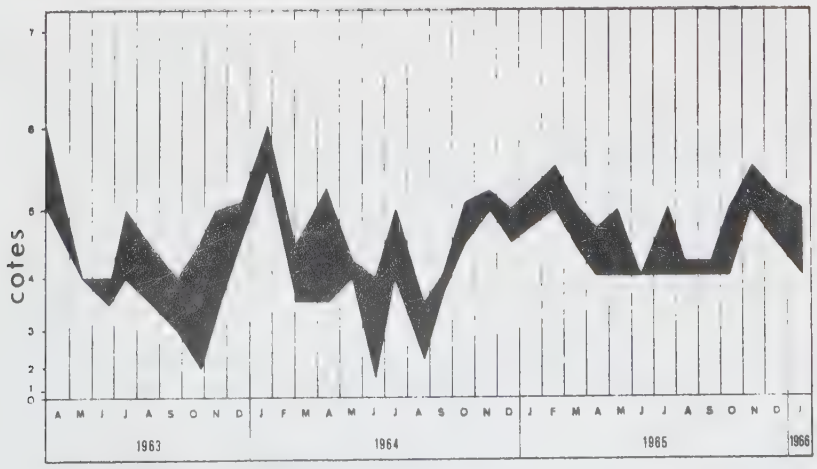


Figure 53 (suite)

répandent ensuite dans la baie entière, et même au delà de la baie en saison humide, à la faveur de la dérive de surface de l'eau d'origine néritique-interne (une partie de la population larvaire est ainsi perdue pour le renouvellement du stock). Dès les premiers stades postlarvaires (longueur : 1 cm) les Crevettes migrent vers les zones côtières, pour continuer leur développement dans les chenaux de mangrove. Elles effectueront, au stade de quelques centimètres de long, une migration en sens inverse les ramenant dans les zones de ponte.

3-9 - Sergestidae.

39-1 - Sergestinae. Nous ne considérerons pas les espèces du large, présentes sporadiquement sur la bordure du plateau continental.

Les zones d'estuaires et la partie la plus intérieure des baies renferment une espèce abondante, comestible et capturée de façon artisanale : Acetes erythraeus NOBILI (la "Tsivakihiny"), signalée par CROSNIER et FOURMANOIR (1962) puis étudiée plus en détail par LE RESTE (1970 a). Les adultes sont particulièrement euryhalins, puisque les limites de salinité tolérée doivent se situer vers 1,5°/oo et 35°/oo. Les populations se tiennent, généralement groupées en essaims denses, dans les baies au dessus des fonds inférieurs à 10 m, dans la zone intertidale, dans les chenaux de mangrove, et même à l'intérieur des rivières jusqu'à la limite d'influence de la marée.

En fait, l'extension de l'espèce dans une des deux directions rivière ou mer varie avec la répartition des salinités, donc avec la saison. Signalons pour fournir un point de repère, qu'en un point situé à 3 km de la mer dans un estuaire la salinité varie de 1,5 à 25°/oo entre les étales de basse mer et de pleine mer en saison des pluies, et de 28 à 35°/oo au maximum de la saison sèche. L'espèce n'est donc abondante en mer qu'en saison humide, et dans les rivières qu'en saison sèche (des individus ont alors été capturés à 9 km de la côte, soit à une vingtaine de kilomètres de la mer si l'on tient compte des sinuosités du fleuve). On note en zone intertidale deux maxima d'abondance très nets : l'un en saison humide (décembre-mars), l'autre en saison sèche (juillet-septembre) ; mais seul le premier maximum se manifeste dans la baie, et seul le second en rivière.

Les larves ne sont abondantes en mer que pendant la saison humide, mais néanmoins apparaissent dès novembre, alors que la dessalure du milieu ne s'est pas encore amorcée. Les maxima d'abondance se localisent en face des estuaires principaux (en face du delta de l'Ifasy en baie d'Ambaro : figure 54). On ignore malheureusement si la reproduction a lieu également en rivière, aux époques ou la population s'y trouve refoulée : il n'est donc pas possible de savoir si les maxima observés en baie, en zone intertidale et en rivière correspondent à deux pontes annuelles, ou ne font que refléter le passage de la population aux différents niveaux de la zonation terre-mer au cours de l'année.

Les adultes sont méroplanctoniques : ils s'enfouissent dans le sédiment pendant la journée, et remontent la nuit dans la couche d'eau, sans toutefois s'éloigner beaucoup du fond : dans la zone 5-10 m, ils se récoltent essentiellement à la "luge", avec un maximum de captures vers minuit.

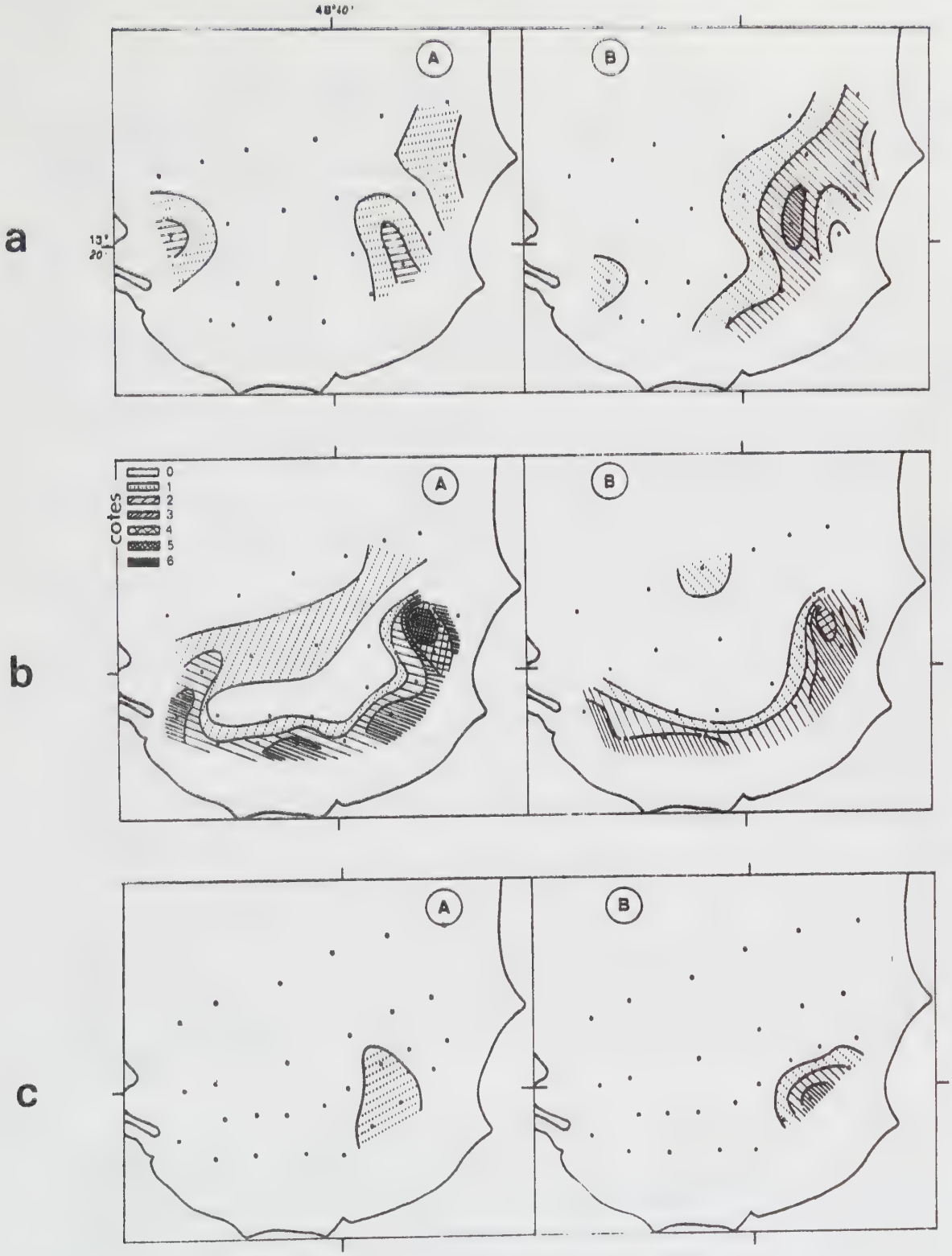


Figure 54 - Répartition des larves d'Acetes erythraeus en baie d'Ambaro.
a : novembre 1967 ; b : mars 1968 ; c : juillet 1968.
A : Protozoés ; B : Acanthosomes + Mastigopus.
(extrait de LE REUSTE, 1970 a)

39-2 - Luciferinae. Ce groupe est étudié par PETIT (1973 a, b, et en préparation). Quatre espèces se rencontrent sur le plateau continental : L. hanseni NOBILI (néritique-interne), L. chacei BOWMAN et L. penicillifer HANSEN (néritiques-externes), L. typus MILNE-EDWARDS (océanique-tolérante). L'extension de chaque espèce entre la côte et le large est saisonnière, et liée aux régimes hydrologiques décrits précédemments ; elle est résumée par les résultats d'une radiale côte - talus réalisée à différentes époques de l'année (figure 55) :

Les populations de L. hanseni n'occupent pratiquement que les baies, dont elles ne sorte qu'en petit nombre en saison des pluies, entraînées par la dérive de surface. Les densités maximales sont rencontrées, pour tous les stades de développement, sur les fonds inférieurs à 10 m, où l'espèce constitue parfois des essaims importants (jusqu'à plus de 10 individus par litre). La reproduction a lieu toute l'année, apparemment sans fluctuations saisonnières : les stades zoés sont toute l'année extrèmement abondants dans la moitié interne des baies, avec des maxima très près de côte.

L. chacei et L. penicillifer sont abondants sur la partie médiane du plateau continental, et occupent généralement la moitié externe des baies, alors qu'ils se raréfient sur la partie la plus proche du talus ; en saison sèche, les deux espèces sont refoulées à l'intérieur des baies, en même temps que l'abondance de la population diminue. Il s'agit donc d'espèces néritiques-internes peu tolérantes à l'influence océanique. Notons que, parmi les formes post-larvaires, les adultes dominent sur la moitié externe de l'aire de répartition, alors que les immatures sont plus abondants sur la moitié interne. Cette répartition semble correspondre à un développement des individus au cours de leur entraînement vers le large par les eaux de surface. Les adultes peuvent atteindre la maturité sexuelle sur la partie externe du plateau, et s'y reproduire, ainsi que l'atteste le nombre des protozoés; toutefois, le développement ne se poursuit sans doute pas longtemps : les mysis sont rares, ainsi que les postlarves.

L. typus ne pénètre sur le plateau continental pratiquement qu'en saison sèche (juin-décembre) ; quelques individus pénètrent cependant en zone néritique-externe en mars (circulation estuaire). On observe sur la radiale de décembre (figure 55) que la limite de pénétration de L. typus coincide presque avec la limite d'extension vers le large des populations de L. penicillifer et chacei (aucune limite hydrologique ne correspond à ce seuil).

En un point fixe, tel que la station 11 ou la station A (néritiques-externes), on voit très clairement passer les successions de populations en fonction de la saison (figures 56 et 58). L. penicillifer et L. chacei sont très abondants aux deux stations en saison chaude, et disparaissent presque en saison fraiche (plus complètement à la station 11 qu'à la station A, située moins au large). L. chacei est plus abondant à la station A qu'à la 11, ce qui laisserait penser qu'elle est plus néritique que la seconde ; par contre, elle semble subsister plus longtemps en début de saison sèche à la station A que L. penicillifer, et apparaît ainsi moins sensible que ce dernier à l'influence océanique, ce qui semble en contradiction avec l'observation précédente. Toutefois, ces différentes peuvent être fortuites, ou être liées à des phénomènes non encore élucidés. L. hanseni apparaît en saison des pluies à la station A ; il est alors parfois aussi abondant

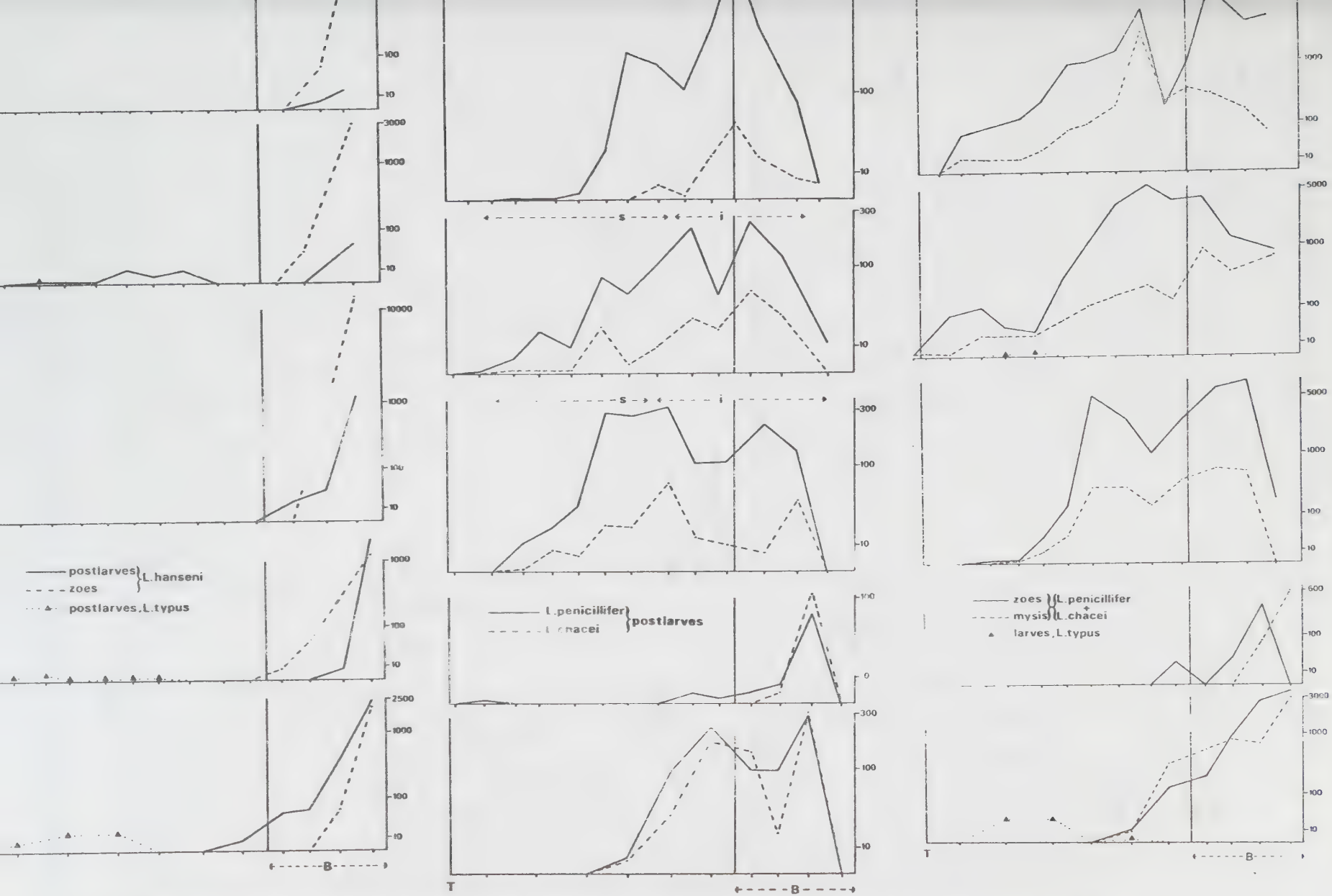


Figure 55 – Répartition des Lucifer le long d'une radiale côte-talus à cinq époques de l'année.
T : talus ; B : baie d'Ambaro ; s, i : zones de dominance d'adultes sexués ou d'immatures.
(extrait de PETIT, 1973 b).

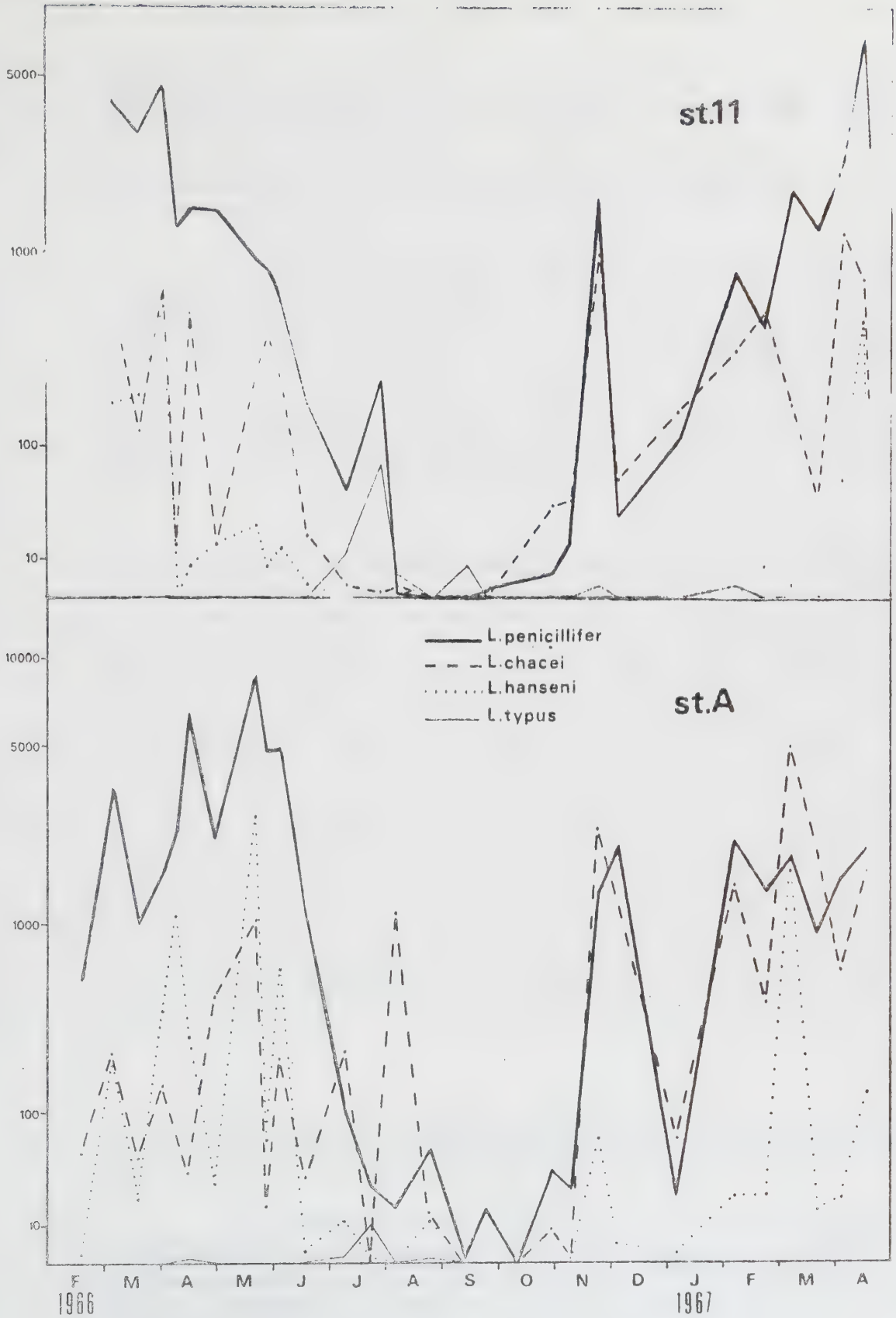


Figure 56 - Variations saisonnières d'abondance des quatre espèces de Lucifer (adultes et immatures) aux stations 11 et A.

que L. chacei ; à la station 11, il n'apparaît de façon appréciable qu'en mars-avril. L. typus apparaît à la station 11 en saison sèche, mais reste très rare à la station A.

La saison sèche 1965, comme pour beaucoup d'autres groupes, se distingue par une diminution moins importante des effectifs de l'ensemble du genre dans les eaux néritiques (figure 57).

On observe fréquemment en octobre et novembre, c'est-à-dire avant l'installation des fortes pluies, une ou plusieurs augmentations fugitives d'abondance, précédant l'augmentation durable de décembre-janvier. Ces maxima fugaces semblent liées aux chutes de pluie, encore sporadiques à cette époque, et sont à rapprocher de phénomènes analogues signalés, dans les pages précédentes pour Penilia avirostris (Cladocère) et Creseis acicula (Ptéropode). Ils dénotent un déséquilibre trophique du milieu pendant le début de la saison chaude. On remarque que le pic d'octobre ne concerne que les formes larvaires ; celui de novembre au contraire comprend des adultes des trois espèces néritiques.

Les formes larvaires montrent un cycle annuel d'abondance voisin de celui des adultes et des postlarves immatures (figure 58), à quelques différences près : d'une part le pic d'octobre, qui vient d'être signalé ; d'autre part, le décalage entre les variations des larves et celles des adultes et subadultes lors de la décroissance de juin-juillet et de l'augmentation de décembre-janvier : ce décalage traduit sans doute principalement un délai de développement, mais peut-être également des différences dans la tolérance des différents stades vis-à-vis des conditions de milieu. Le maximum larvaire de mai n'aboutit pas à un maximum d'adultes, mais semble être perdu pour l'espèce ; le maximum d'adultes constaté en août à la station A ne semble pas donner de larves.

Enfin, la figure 58 permet de mettre en évidence une cohérence remarquable entre les variations simultanées des divers stades larvaires, ce qui traduit l'existence d'essaims à l'intérieur desquels se poursuit le développement. Les adultes et immatures (particulièrement de L. chacei) se rencontrent, eux aussi, fréquemment en essaims ; mais le plus souvent ces essaims ne coincident pas avec les essaims de larves. Ces particularités pourraient s'expliquer par un comportement grégaire des adultes et postlarves, une simultanéité approximative des pontes, et une rapidité du développement larvaire interdisant une dispersion importante des stades protozoé et mysis.

3-10 - Appendiculaires. Les variations d'abondance observées sont de très grande amplitude, et ne suggèrent pas de périodicité saisonnière pour l'ensemble du groupe (FRONTIER, 1966 c et 1970).

Une collection d'une centaine de récoltes, réparties sur un an et sur l'ensemble de la région étudiée, a été examinée par FENAUX (1969). L'auteur dénombre 15 espèces et sous-espèces, dont la fréquence de capture varie en fonction de la saison et du lieu de récolte, ainsi que le montre le tableau suivant relatif aux 7 espèces les plus abondantes.

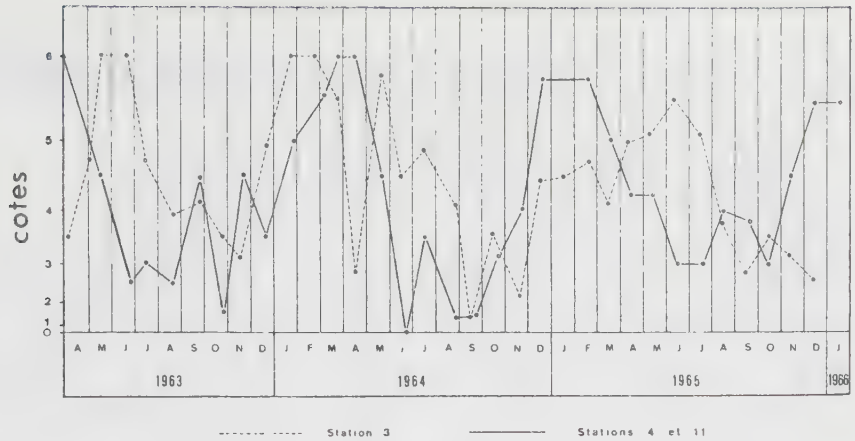


Figure 57 - Variations saisonnières d'abondance des Lucifer (total des espèces et des stades) aux stations 3, 4 et 11.
(extrait de FRONTIER, 1970a)

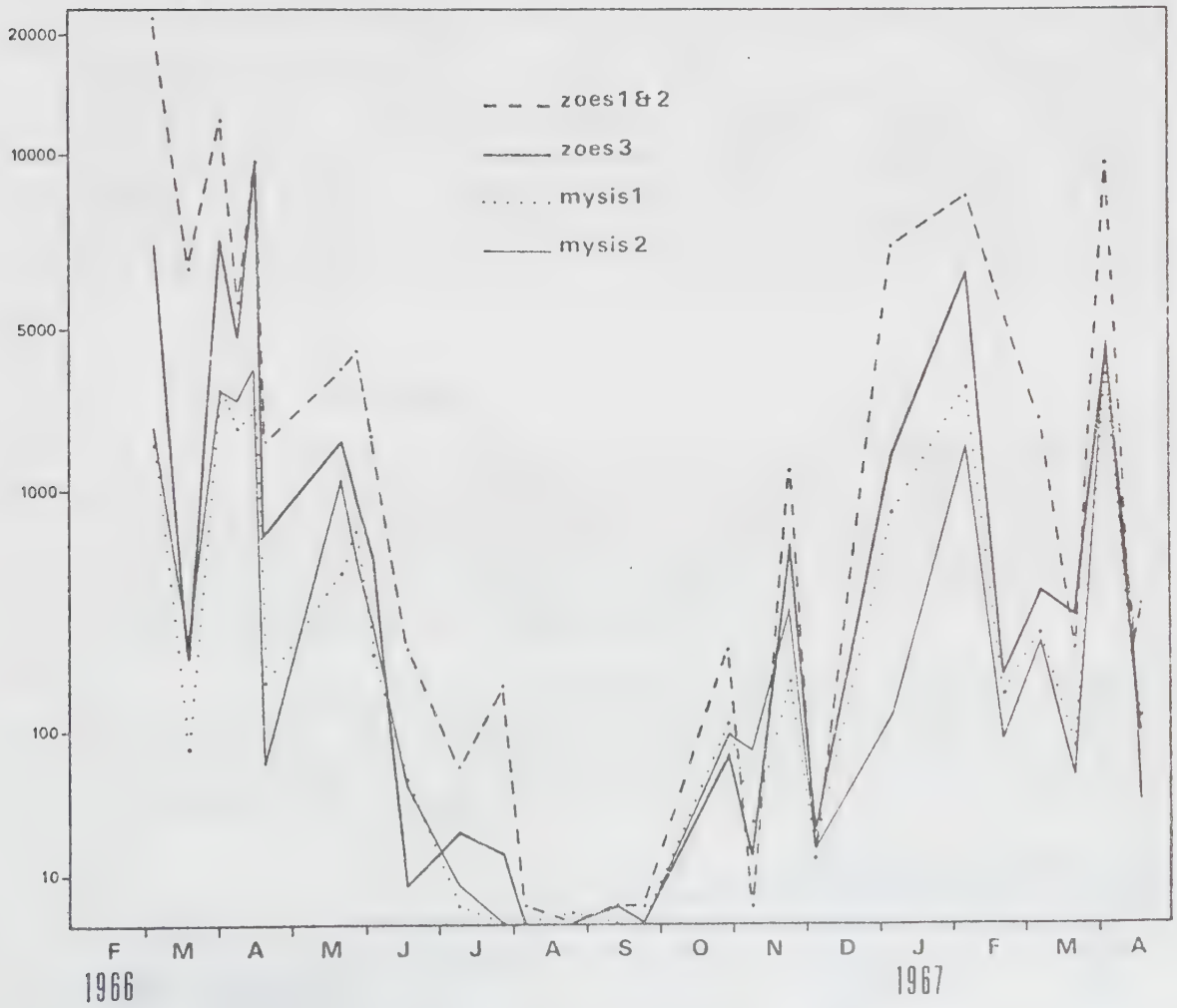


Figure 58 - Variations saisonnières d'abondance des formes larvaires de Lucifer chacei et penicillifer à la station 11.
(extrait de FRONTIER, 1970a)

Pourcentages de présence suivant les saisons et suivant les zones :

	oct. à décem.	janv. à avril	mai à juil.	août et sept.	zone nérit. interne	zone nérit. externe	zone océanique
Oikopleura longicauda (VOGT)	100	90	100	100	100	97	93
Megalocercus huxleyi (RITTER)	34	61	57	42	52	49	59
Oikopleura fusiformis FOL	47	35	38	21	33	18	71
Oikopleura rufescens FOL	21	38	34	26	0	35	64
Fritillaria pellucida (BUSCH)	34	30	23	5	38	38	16
Oikopleura dioica FOL	34	19	23	36	9	31	35
Stegosoma magnum (LANGERHANS)	26	10	42	31	9	17	55

Des tendances semblent donc se manifester. Ainsi, Oikopleura fusiformis se rencontre surtout au large, mais se raréfie pendant les mois les plus frais ; O. rufescens, plus fréquent en saison humide qu'en saison sèche, est également de tendance océanique, et manque en zone néritique interne; Fritillaria pellucida est de tendance néritique, et se raréfie partout en saison fraiche ; Oikopleura dioica et Stegosoma magnum se raréfient en direction de la côte, et sont moins fréquents pendant la deuxième moitié de la saison chaude que le reste de l'année; Oikopleura longicauda et Megalocercus huxleyi sont à répartition indifférente et se rencontrent toute l'année.

Ces données sont toutefois trop peu nombreuses pour qu'il soit possible de dresser un tableau détaillé des répartitions spatio-temporelles.

3-11 - Thaliacés.

3-11-1 - Salpes. Les variations d'abondance observées sont de très grande amplitude, en raison de la répartition en essaims de ces organismes. Nous n'avons pas décelé de tendance saisonnière de l'ensemble du groupe, hormis ce qui concerne sa pénétration dans les baies, qui se produit en saison sèche seulement (figure 59) : il semble que le groupe évite les dessalures trop accentuées.

Une collection de plus de 300 récoltes (cycle annuel complet aux stations 3 à 10, aux immersions 2 et 10 m) a été examinée par GODEAUX, qui nous a communiqué les résultats de ses déterminations. Nous l'en remercions ici vivement. Six espèces constituent la quasi-totalité des captures :

	fréquences de capture (%) : talus et proche large	plateau
Thalia democratica (FORSKAL)	74	56
Salpa cylindrica CUVIER	39	56
Brooksia rostrata TRAUSTEDT	20	14
Cyclosalpa pinnata FORSKAL	22	12
Salpa fusiformis CUVIER	28	3

Ces espèces réalisent un éventail d'exigences écologiques :

Thalia democratica évite la zone néritique interne en saison des pluies, et pour le reste, semble avoir une répartition indifférente et sans fluctuations saisonnières, ni migrations nycthémérales.

Salpa cylindrica montre une écologie voisine de celle de l'espèce précédente ; elle effectue, au delà du talus continental, une migration verticale nycthémérale qui la raréfie dans les eaux de surface, aux stations occupées de jour (ce qui explique la diminution de fréquence observée dans les récoltes du large).

Brooksia rostrata est néritique-externe, mais se montre assez sporadique. Elle se rencontre aux stations 3, 9 et 10 principalement en saison sèche, et peuple les eaux superficielles du large en mars, sans doute à la faveur de la dérive de surface qui est intense à cette époque.

Cyclosalpa pinnata montre un maximum d'abondance au voisinage du talus continental, mais se disperse sur le plateau jusqu'à la limite des baies : c'est donc une espèce océanique très tolérante.

Salpa fusiformis est également océanique-tolérante, mais ne semble pas dépasser le tiers externe du plateau (stations 4 et 8).

Iasis zonaria est océanique, n'occupant les eaux de surface que la nuit, et se rencontre sporadiquement sur le bord externe du plateau (station 4A).

Les autres espèces signalées sont rares, et présentes au large seulement.

Figure 59 - Pénétration d'un essaim de Salpes en baie d'Ambaro (17/6/69).

3-11-2 - Dolioles. Comme les Salpes, ces organismes se rencontrent fréquemment en essaims denses dans la province néritique. Les variations d'abondance constatées en un point fixe le long de l'année sont irrégulières, le groupe pouvant manquer presque totalement pendant de longues périodes, puis réapparaître brusquement. Les courbes de la figure 60 montrent que de fortes abondances sont apparues, aux diverses stations, entre novembre et janvier d'une part, entre mai et juillet d'autre part, ainsi qu'en mars et avril 1966. Une certaine cohérence peut apparaître entre des stations éloignées (figure 60 a) ; mais il est impossible d'énoncer des règles générales, hormis une quasi-disparition d'août à novembre.

Le nombre total de Dolioles en baie d'Ambaro, estimé par la méthode de cartographie-planimétrie (figure 61) semble montrer un cycle annuel, comportant un maximum d'abondance de novembre à février, une chute entre mars et mai, et un palier de juin à novembre. Le maximum de saison chaude correspond à une pénétration de la population à partir de la zone néritique-externe (figure 62) ; cette pénétration semble refoulée à partir de mars. En juillet se produit un petit repeuplement à partir de la côte, responsable du maximum relatif du 15/7. Le palier, enfin, correspond à une répartition du groupe en taches irrégulières. Les maxima de décembre et de juillet contenaient presque uniquement des gonozoïdes de Doliolum gegenbauri (BRACONNOT, com. pers.). Le déterminisme de ces apparitions et disparitions reste évidemment obscur.

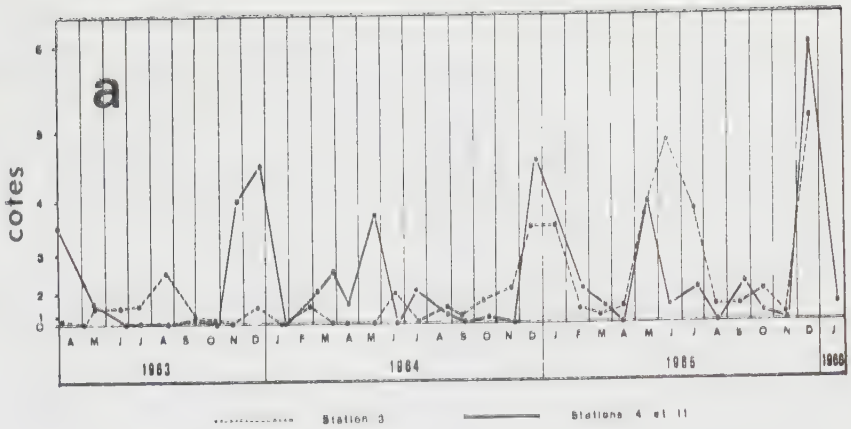
La collection examinée par GODEAUX (cf. § 3-11-1) contenait essentiellement les quatre espèces suivantes :

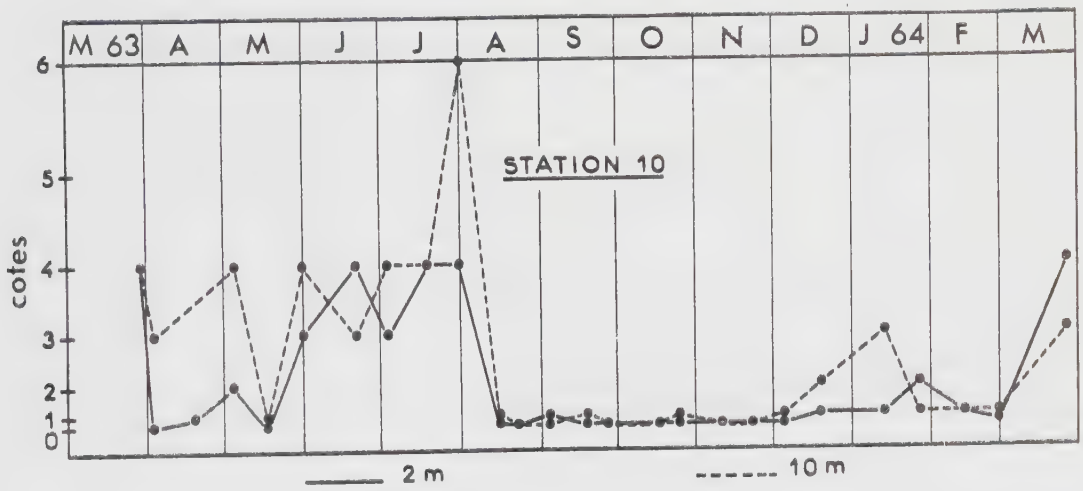
	fréquences de capture (%)	
	talus et proche large	plateau
Doliolum gegenbauri ULJANIN	33	29
- denticulatum GROBEN	74	11
- mülleri KROHN	24	3,7
- nationalis BORGERT	6,6	3,7

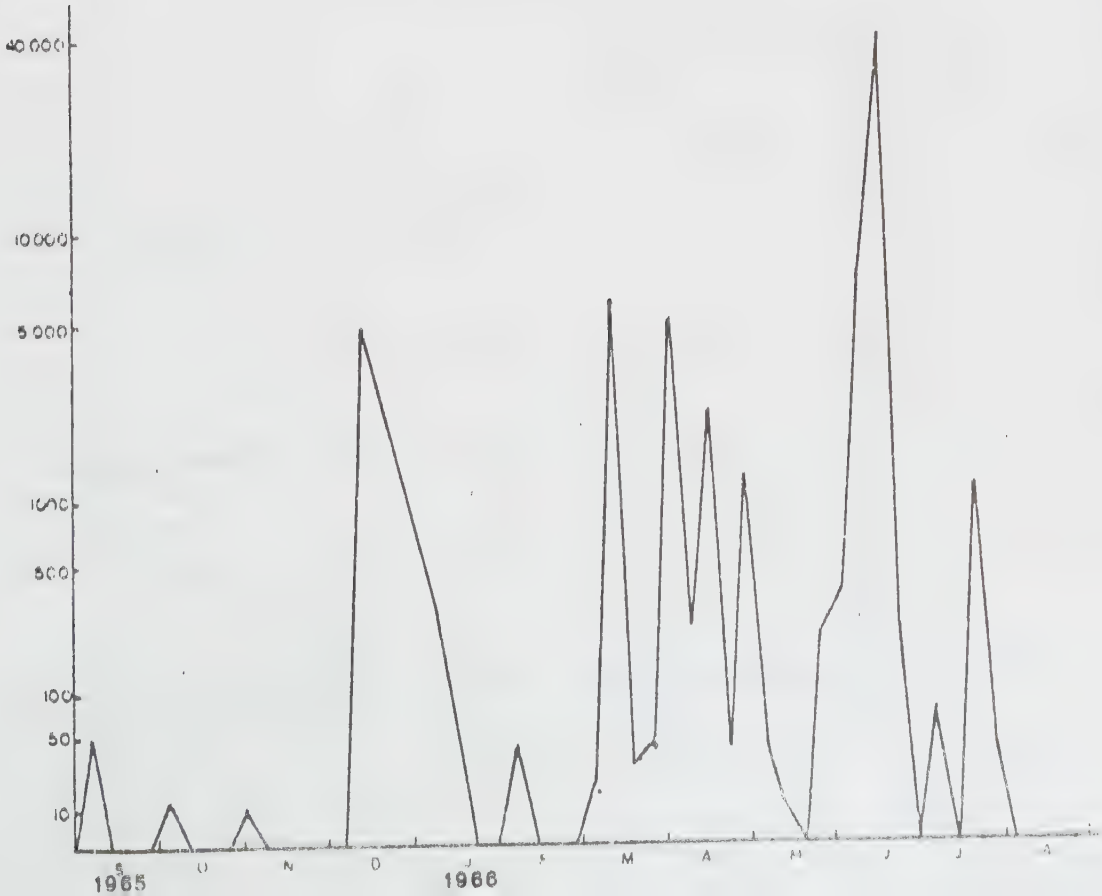
Doliolum gegenbauri est à répartition indifférente et montre, tout au moins pour l'année 1963-64 examinée, un maximum de fréquence d'avril à août. Les trois autres espèces sont océaniques-tolérantes, présentes en zone néritique-externe essentiellement de mai à début décembre ; elles sont absentes des baies. D. denticulatum montre au large, en 1963-64, un maximum de fréquence d'avril à octobre.

3-12 - Zooplancton total. Le zooplancton total n'a été envisagé que lors du cycle annuel 1968-69 en baie d'Ambaro, dans le cadre de l'étude approfondie de cette baie. Deux paramètres ont été mesurés : le poids sec ("poids sec sans sel" défini au § 2-3 de la Deuxième Partie), et le nombre total d'organismes zooplanctoniques. Dans les deux cas, les valeurs ont été rapportées à la baie entière, ou à des portions de la baie, par la méthode de cartographie-planimétrie. Les résultats concernant les poids secs ont été publiés (PETIT et FRONTIER, 1971).

gure 60 - Variations saisonnières d'abondance des Dolioles (essentiellement Doliolum gegenbauri).
a : stations 3, 4 et 11 moyennes entre 2 et 10 m (extrait de FRONTIER, 1970a) ;
b : station 10, 2 et 10 m (extrait de FRONTIER, 1966 c) ;
c : station 11, 10 m (extrait de BINET et DESSIER, 1967).







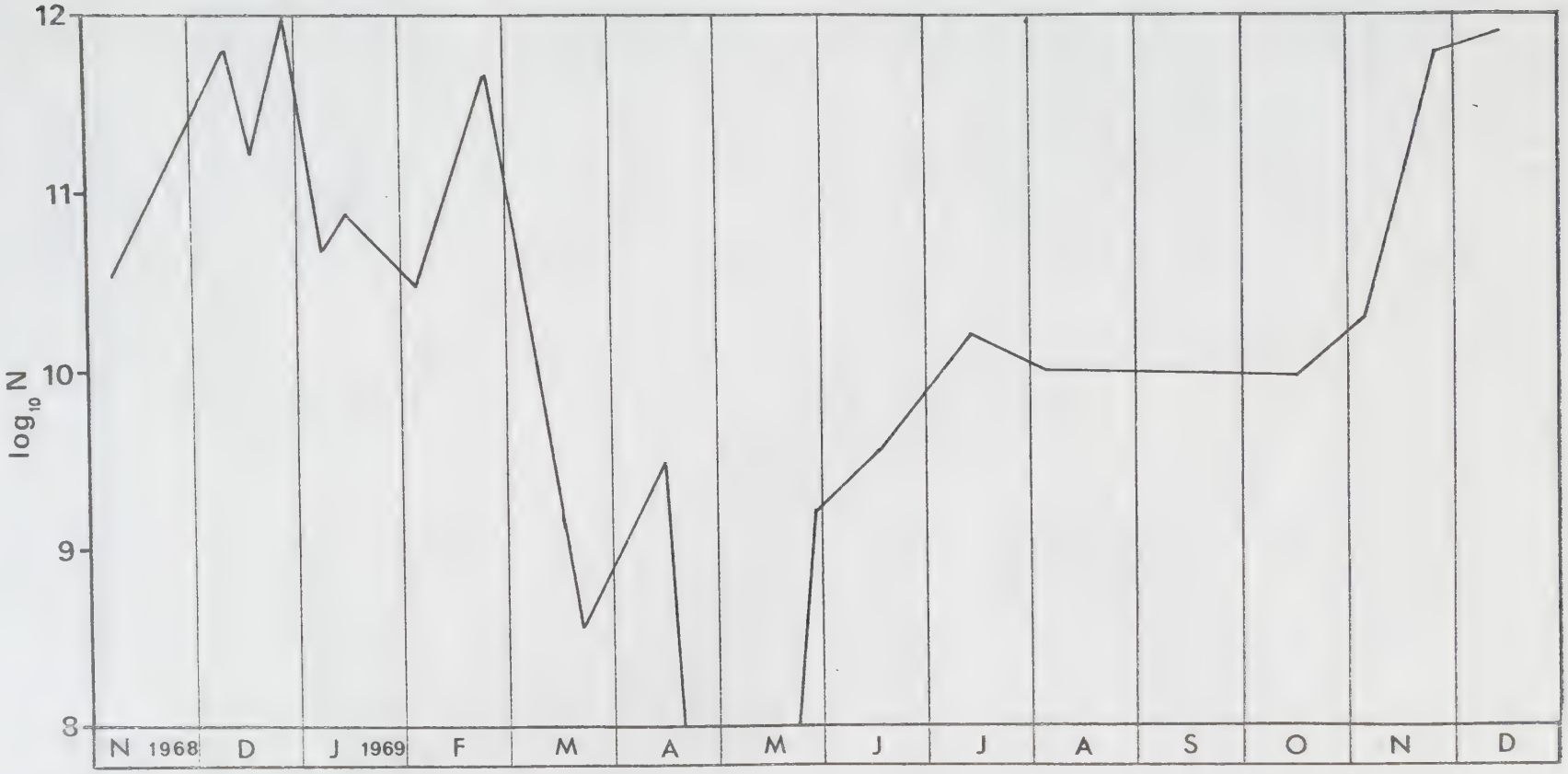


Figure 61 - Variations saisonnières du nombre total (N) de Dolioles en baie d'Ambaro.

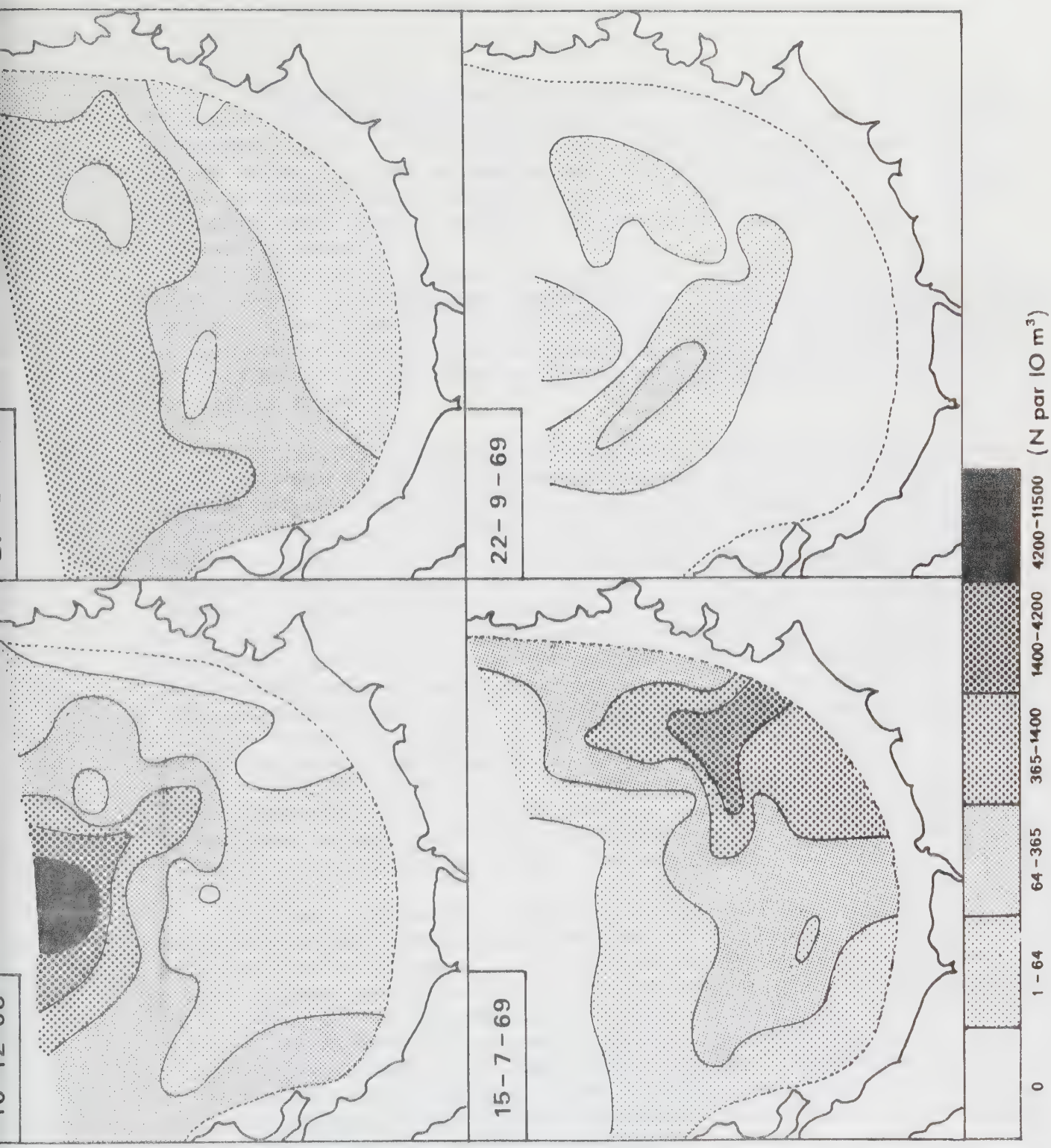


Figure 62 - Répartition des Dolioles en baie d'Ambaro à quelques dates du cycle annuel.

La figure 63 représente les variations au cours de l'année de ces deux mesures de l'abondance zooplanctonique totale. L'échelle des ordonnées, logarithmique, est la même que sur les graphiques précédents relatifs aux divers taxons. On remarque immédiatement l'extrême stabilité de la quantité totale de zooplancton, quelle qu'en soit la méthode de mesure, par rapport à la grande amplitude de variations généralement constatée au niveau des espèces et groupes.

Les courbes relatives au poids sec et au nombre total d'organismes montrent entre elles une assez bonne cohérence ; les écarts notables correspondent soit à des augmentations de la taille moyenne des organismes (septembre et octobre), soit à la proportion des coquilles calcaires, essentiellement en l'occurence à la proportion de Creseis acicula adultes (début février ; novembre et décembre).

Le seul accident important affectant l'évolution annuelle est la chute d'abondance observée en décembre 1968, et signalée dans ce qui précède pour de nombreux groupes zoologiques. Nous avons relié cet appauvrissement fugitif du milieu à un déséquilibre trophique, consécutif à l'installation de la saison des pluies (cf. Penilia avirostris, Creseis acicula, Cténaires, Lucifer). Nous ne disposons malheureusement pas des poids secs pour cette période, les premières mesures ayant eu lieu le 21 janvier - date à laquelle il n'a pas été effectué de dénombrements d'organismes. La petite diminution d'abondance observée en janvier (14 janvier pour les dénombrements ; 21 janvier pour les poids secs), intervenant après une courte période de pluies intenses, dénote peut-être un nouveau déséquilibre trophique, moins accentué que le précédent, mais il est en fait difficile de décider si cette variation est statistiquement significative ou non.

La suite du cycle annuel ne montre que quelques fluctuations de faible amplitude, dont la plus importante est une diminution d'abondance se produisant en septembre comme pour de nombreux taxons, mais de façon bien plus atténuée. Elle est suivie d'une augmentation dès octobre.

Il est intéressant de remarquer que le total des Copépodes suit des variations tout à fait parallèles à celles du total des organismes zooplanctoniques : on calcule un coefficient de corrélation de 0,86. Les Copépodes constituent très régulièrement 70% environ des organismes capturés ; on peut penser qu'ils intègrent, aussi bien que le fait l'ensemble des organismes, les exigences écologiques représentées par les divers taxons (il n'en n'est pas de même de l'ensemble des organismes, Copépodes exclus, qui ne représentent que 30% du zooplancton et dont les variations, bien que d'allure identique, reflètent moins précisément les variations de l'abondance totale : coefficient de corrélation de 0,42).

La signification de ces faits doit être sans doute recherchée dans un processus de régulation de la biomasse zooplanctonique, par le moyen de successions d'espèces montrant des exigences écologiques différentes, donc adaptées aux conditions ambiantes rencontrées dans la baie aux époques successives de l'année. Il semble que la régulation soit grosso-modo d'autant plus effective que l'on considère un ensemble plus nombreux d'espèces : si l'on exclut l'accident du début de la saison des pluies, le rapport du maximum au minimum est de 4,2 pour le zooplancton (Copépodes exclus), 2,7 pour les Copépodes, 2,2 pour le total des organismes. Ces valeurs sont à

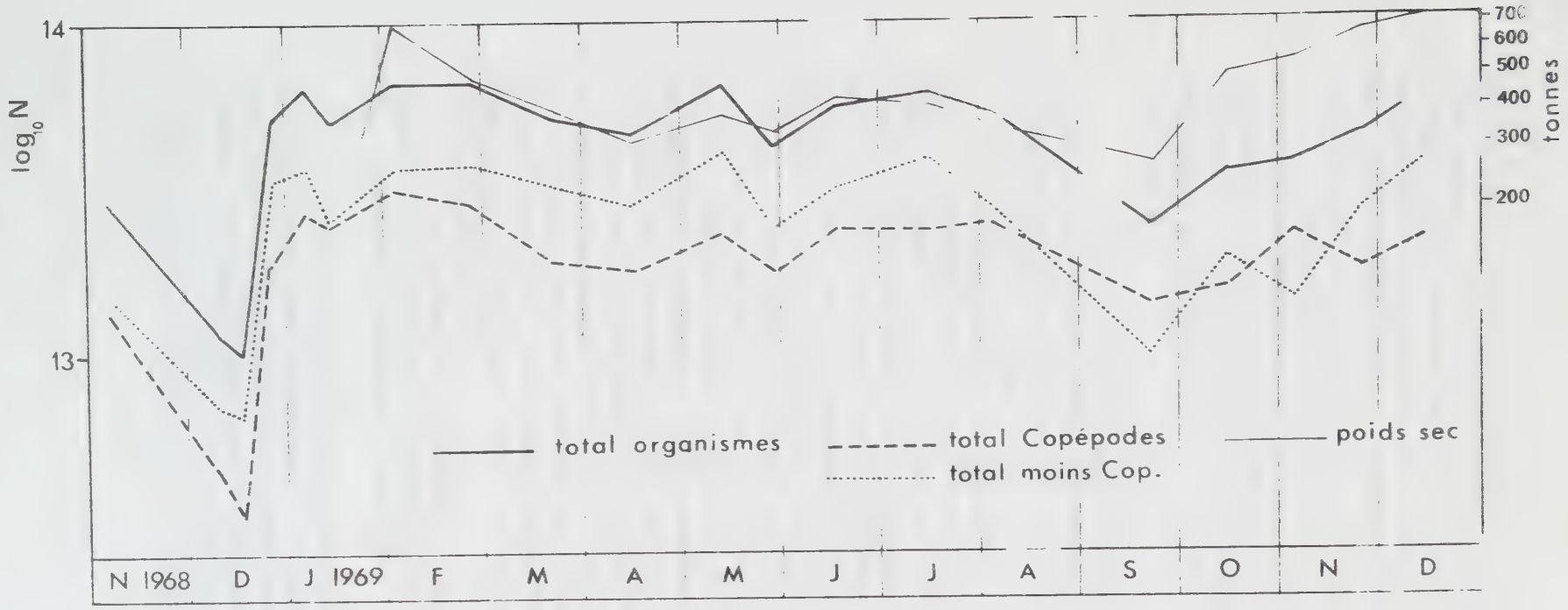


Figure 63 - Variations du nombre total (N) d'organismes zooplanctoniques, de Copépodes, et d'organismes zooplanctoniques Copépodes exclus, et du "poids sec sans sel" (en tonnes) en baie d'Ambaro, pendant un cycle annuel.

rapprocher de celles que donne SOURNIA (1972) dans l'étude d'une radiale côte-océan : rapport de 1 à 61 pour la quantité de nitrates, à 5,4 pour la biomasse phytoplanctonique, à 2,3 pour la production primaire. Le niveau de régulation de cette dernière semble donc (bien que les mesures n'aient pas été effectuées dans les mêmes conditions) du même ordre de grandeur que le niveau de régulation de la biomasse zooplanctonique.

D'un point de vue pratique, la coincidence entre les variations du total des Copépodes et celles du total des organismes offre l'intérêt de permettre d'utiliser le nombre de Copépodes comme un indice très sûr d'abondance générale, mesurée indépendamment de l'abondance de taxons n'appartenant pas au groupe, ce qui a par exemple une importance en analyse factorielle.

Voulant analyser les fluctuations de faible amplitude apparaissant en saison sèche, nous avons déterminé les densités planctoniques moyennes (à partir du "poids sec sans sel") pour les zones bathymétriques 0-10 m, 10-20 m, et >20 m (figure 64).

L'amplitude des variations au cours de l'année est la plus forte pour la zone des fonds supérieurs à 20 m, la plus faible pour celle des fonds inférieurs à 10 m. Rappelons que la partie extérieure de la baie se trouve saisonnièrement sous l'influence d'apports marins extérieurs, et la partie la plus interne sous l'influence d'apports fluviatiles ; on ne s'étonne donc pas que la zone médiane soit celle qui réalise la meilleure régulation de la biomasse zooplanctonique.

Un maximum de biomasse apparaît au cours de la première moitié de la saison sèche : fin mai pour la zone la plus extérieure, juin pour la zone médiane, juillet pour la zone interne ; des valeurs de l'ordre de 40 mg/m^3 sont alors atteintes dans les trois zones successivement. On pourrait voir dans ce phénomène (à supposer qu'il soit statistiquement significatif) la conséquence de la mise en circulation, lors de l'homogénéisation hydrologique, des sels nutritifs stockés pendant la saison humide contre le sédiment. Il a été signalé plus haut que ce processus, qui progresse du large vers la côte au début de la saison sèche, suscite des développements phytoplanctoniques, dont pourraient résulter les augmentations de biomasse zooplanctonique observées ici.

La diminution d'abondance marquant la deuxième partie de la saison sèche (juillet-octobre) s'accentue de la côte vers le large, ce qui confirme son lien avec l'influence océanique.

La cartographie des poids secs montre une répartition en taches irrégulières, dans laquelle il est parfois possible de discerner un gradient côte-large d'abondance (les maxima se situant près de la côte), mais aussi parfois l'établissement d'une bande orientée nord-sud ou nord-est - sud-ouest, séparant une zone pauvre située au large d'une zone pauvre longeant la côte (figure 65) : on constate encore la position privilégiée de la partie médiane de la baie.

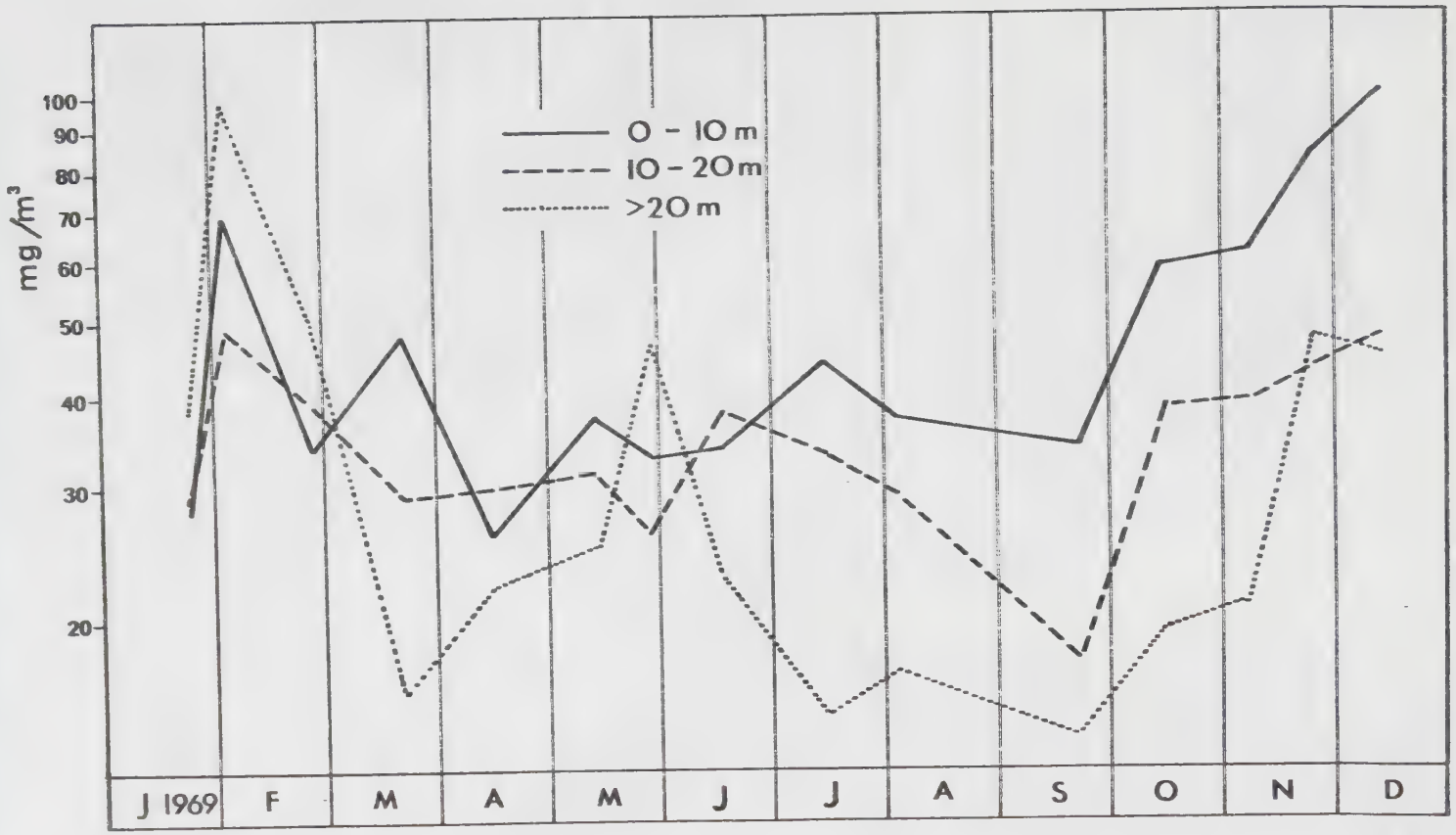


Figure 64 - Variations de la densité zooplanctonique (mg de poids sec par m^3) en baie d'Ambaro au cours d'un cycle annuel.
(d'après PETIT et FRONTIER, 1971)

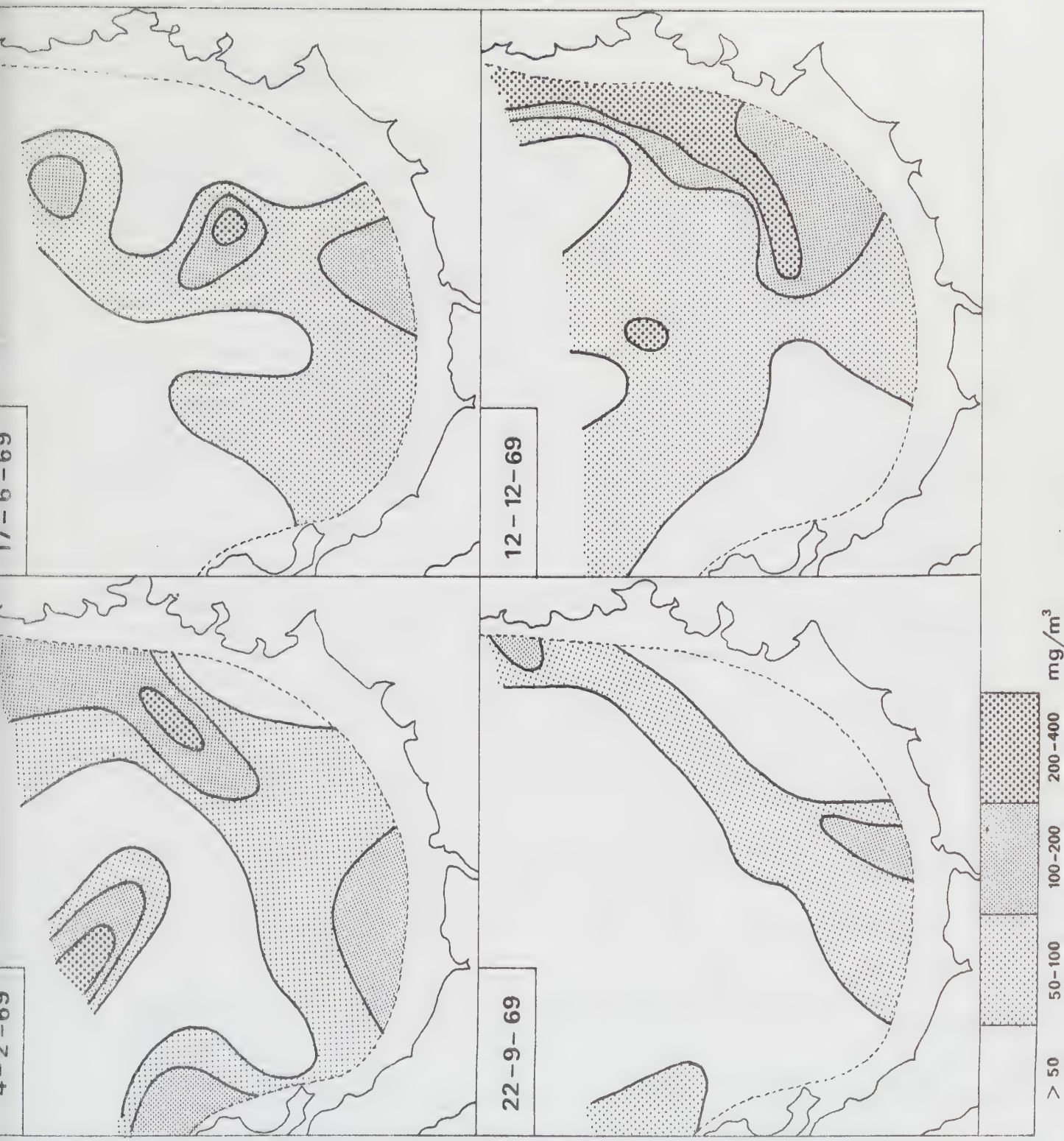


Figure 65 - Répartitions des poids secs de zooplancton en baie d'Ambaro à quelques dates du cycle annuel.
(extrait de PETIT et FRONTIER, 1971)

4 - ESSAI DE SYNTHESE.

4-1 - Récapitulation. Nous récapitulons sous forme d'un diagramme (figure 66) les répartitions des principaux taxons que nous venons de considérer. Nous y représentons pour chacun d'eux l'extension le long de la direction côte-océan en deux situations caractéristiques, correspondant aux répartitions extrêmes de saison des pluies (trait plein) et de saison sèche (trait interrompu). Nous indiquons éventuellement en trait plus épais les zones de particulière abondance, et en pointillé celles où le taxon peut être entraîné en petit nombre par les déplacements d'eau.

Notre tableau est bien entendu approximatif, et de plus provisoire pour beaucoup de groupes zoologiques dont la répartition n'a pas encore été étudiée de façon très approfondie. Il permet néanmoins un premier essai de classement des espèces et des groupes selon deux critères principaux : d'une part leur affinite pour une certaine zone entre la côte et le large ; d'autre part leur tolérance à l'égard de conditions ambiantes ne représentant pas leurs conditions optimales. La différence constatée entre les répartitions de saison humide et de saison sèche tient essentiellement à l'interaction entre ces deux critères écologiques, et les déplacements et mélanges des masses d'eau. Le cycle biologique propre à chaque espèce intervient également, et peut faire en sorte que le taxon considéré montre une répartition restreinte ou même obsolète pendant une partie de l'année ; mais, si l'on rapporte les observations aux caractères hydrologiques rencontrés aux diverses époques, il est encore possible de caractériser l'espèce ou le groupe à l'aide des deux critères "préférence" et "tolérance".

Cette double caractérisation empêche, en toute rigueur, d'établir un classement "linéaire" (entendre : suivant une même dimension). Il est probable qu'une analyse factorielle classerait les taxons dans le plan des deux premiers vecteurs suivant ces deux critères - le troisième vecteur pouvant représenter les cycles annuels ; l'opération n'a pas été réalisée, en raison de l'hétérogénéité de notre ensemble de données. Cependant le classement le long du gradient de conditions côte-océan semble prépondérant et la classification du biotope en trois zones dites "néritique-interne", "néritique-externe" et "océanique" en est justifiée - à ceci près que l'extension géographique de ces zones est liée à celle des eaux caractéristiques, cette dernière variant en fonction de la saison.

Le cycle hydrologique annuel du plateau continental se caractérise fondamentalement, nous l'avons vu, par une alternance de l'influence côtière (saison humide) et de l'influence océanique (saison sèche). L'influence côtière est liée aux apports fluviatiles, qui suscitent une dessalure et une stratification de la couche d'eau ; l'influence océanique se manifeste par une homogénéisation, tant horizontale que verticale, du milieu. Chacune de ces influences se fait sentir plus ou moins fortement, et plus ou moins longtemps dans l'année, suivant que la station considérée est proche ou éloignée de la côte et du talus continental, qui marque la limite des eaux néritiques. Résumons l'effet de ce régime cyclique sur les peuplements planctoniques.

En l'absence d'upwelling au large de Nosy Be, la production organique de la région étudiée est, pour sa plus grande partie, liée à l'action des précipitations. Celles-ci fertilisent le milieu marin par apport direct

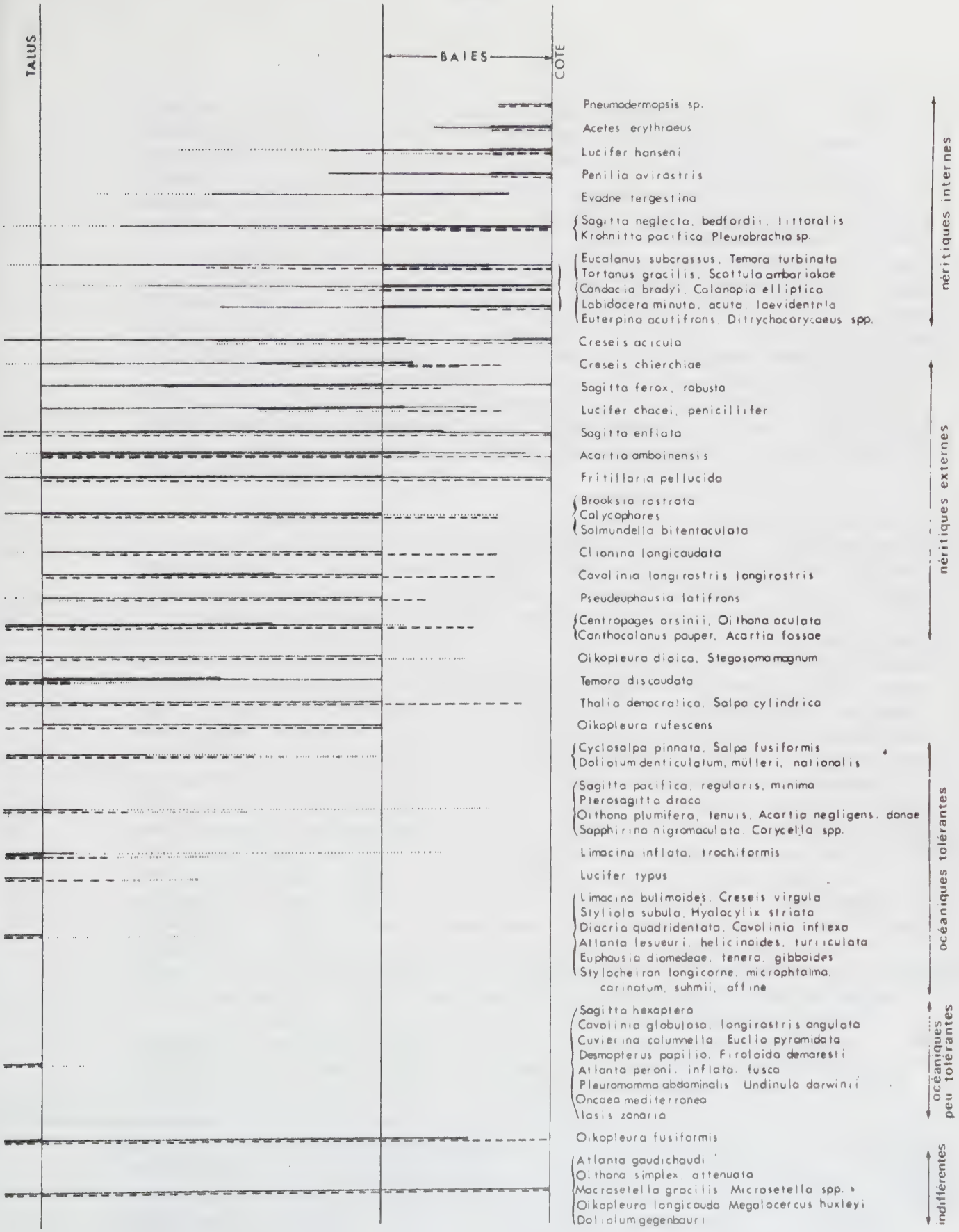


Figure 66 (——— ····· saison humide

d'azote, mais surtout par l'intermédiaire du drainage des terres. En saison des pluies, c'est un véritable extrait de sol qui est déversé dans les baies, suscitant le développement "explosif" du phytoplancton, bientôt suivi par celui d'un zooplancton surtout constitué de petites espèces phytophages, à capacité de filtration considérable (cf. conclusion du § 1), et à reproduction rapide. Les espèces concernées constituent ce que nous avons appelé le peuplement néritique-interne dont les deux Cladocères, Lucifer hanseni, quelques Copépodes et Chaetognathes peuvent servir d'indicateurs. L'apport d'eau douce provoque une dérive de surface vers le large, compensée par un contre-courant plus profond : c'est la circulation "estuaire", à la faveur de laquelle de nombreux éléments du peuplement néritique-interne sont entraînés en zone néritique-externe , et même au delà du talus continental lors du maximum de stratification hydrologique (mars), cependant que des éléments néritiques-externes, puis océaniques-tolérants pénètrent, en petit nombre (*), dans les baies en utilisant le contre-courant dont ils constituent des marqueurs.

Il est à noter que les premières pluies de la saison (novembre et décembre) semble provoquer un déséquilibre trophique du milieu néritique-interne. Tout se passe comme si les populations de phytoplancton, puis de zooplancton phytophage, se développant de façon "explosive" dès l'arrivée du matériel nutritif dans le milieu appauvri de fin de saison sèche, épuisaient très vite cet apport; elles disparaissent sans qu'ait eu le temps de s'établir l'équilibre écologique nécessaire au maintien d'un cycle court des éléments nutritifs. Le peuplement de la partie côtière des baies passe ainsi pendant un à deux mois par des alternances de développement intense et d'appauvrissements d'allure catastrophique . On doit attendre que s'établisse un régime pluviométrique abondant et regulier pour voir le peuplement se stabiliser, et atteindre les densités caractéristiques de la saison. Cette pluviométrie agit probablement de deux façons : d'une part en fournissant un apport ininterrompu d'éléments nutritifs ; d'autre part en suscitant une circulation "estuaire" qui, entraînant vers le large une partie du peuplement vivant, réalise une exploitation de ce dernier qui lui permet de maintenir un taux élevé de reproduction sans qu'apparaisse l'épuisement du milieu. A cette époque le peuplement néritique-interne - le seul à être directement fertilisé par les apports terrigènes, joue ainsi le rôle de source de matière organique, alimentant les cycles de production sur l'ensemble du plateau continental et même sans doute dans les eaux du proche large.

A partir de mai, les apports fluviatiles se tarissent ; la circulation "estuaire" cesse. Cependant, la zone néritique-interne se maintient à un niveau élevé de biomasse car l'écosystème a atteint une maturité qu'il ne possédait pas au moment des premières pluies; il semble

---

(*) Il y a une évidente dissymétrie entre la dérive de surface, qui entraine vers le large des quantités considérables de matériel organique, et le contre-courant, qui ne fait pénétrer dans les baies que de petites quantités d'animaux océaniques. La raison en est sans doute que l'eau de surface est poussée en masse, d'un mouvement continu, vers le large, alors que le contre-courant, qui compense l'arrachement par la dérive superficielle de la couche d'eau sous-jacente, se compose sans doute d'un enchaînement de boucles, et n'a qu'une existence statistique.

capable de persister en l'absence d'apports extérieurs, grâce à un cycle court des éléments. Ce n'est que vers la fin de la saison sèche (septembre) qu'il est désorganisé par l'entrée dans les baies de l'influence extérieure ; la biomasse s'effondre alors, et ne réaugmente qu'en novembre, de façon d'abord instable.

Le peuplement néritique-externe (marqueurs : Sagitta ferox, Pseudeuphausia latifrons, Lucifer penicillifer et chacei, quelques Copépodes), plus riche en espèces (et particulièrement en formes méroplanctoniques) que le précédent, montre des variations saisonnières d'abondance plus accusées. Une grande partie des populations rencontrées sur la partie extérieure du plateau continental dépend d'un apport organique en provenance de la zone néritique-interne - soit qu'elles en proviennent, soit qu'elles en dépendent par relations trophiques directes ou indirectes. En saison sèche, lorsque la circulation "estuaire" se tarit, ces populations s'effondrent : nous l'avons constaté dans ce qui précède pour la plupart des groupes considérés dans leur ensemble. Toutefois, un groupe important tel celui des Copépodes ne manifeste de diminution de densité globale qu'au maximum de la saison sèche. Nous avons remarqué que les années successives peuvent différer à cet égard : en 1965, la plupart des groupes zooplanctoniques montrent une diminution de saison sèche moins accusée que les deux années précédentes, l'homogénéisation hydrologique ayant été moins prononcée. Il convient de rappeler qu'en saison sèche, l'influence océanique, progressant du talus vers la côte pendant que s'établit l'homogénéité de la couche d'eau néritique, est marquée par un ensemble d'espèces que nous avons appelées océaniques-tolérantes. Ces espèces proviennent des eaux du large, et réalisent en fait divers degrés de tolérance aux conditions néritiques : Limacina inflata et trochiformis, Pterosagitta draco sont très tolérantes ; plusieurs Euphausiacés, Cavolinidae, Atlantidae le sont moins ; d'autres Cavolinidae et Atlantidae, Firoloida demaresti, Sagitta hexaptera, Iasis zonaria se rencontrent essentiellement sur le bord extérieur du plateau continental. Rappelons enfin l'abondance et la variété extrêmes des formes méroplanctoniques, et concluons au caractère très composite de la faune planctonique de la moitié externe du plateau continental, faune comprenant en fin de compte relativement peu d'éléments holoplanctoniques proprement "néritiques-externes".

Une des principales difficultés rencontrées dans notre étude tient à l'enchevêtrement, dans la détermination des variations planctoniques en une station, des facteurs internes et externes, précisément : des facteurs liés aux rythmes biologiques des populations, et des facteurs liés aux mouvements et mélanges des masses d'eau. Pour un certain nombre d'espèces nous avons pu, par recoupement des observations, discerner ce qui revenait à l'un ou à l'autre de ces types de facteurs. La distinction n'est généralement claire qu'au niveau d'une espèce. Au niveau du groupe zoologique on constate le plus souvent, du fait de la diversité spécifique, une diversité d'exigences écologiques et de rythmes biologiques, diversité ayant pour conséquence une stabilité d'ensemble du groupe, d'autant mieux réalisée que ce dernier comprend un plus grand nombre d'espèces. Une station donnée du plateau continental voit alors se succéder une suite de populations

d'espèces adaptées aux conditions momentanées. Cette régulation globale est particulièrement nette lorsqu'on considère un groupe important comme celui des Copépodes de la zone néritique-externe (§ 3-6, figure 45) ou de la zone néritique-interne (figure 63). Elle l'est encore plus au niveau de la biomasse zooplanctonique, tout au moins en ce qui concerne le peuplement des baies - le seul à avoir fait l'objet d'évaluation de biomasse totale - (figure 63), et plus particulièrement celui de la partie médiane, la plus stabilisée, des baies. Cette constatation suggère l'idée d'une véritable propriété globale à l'échelle de l'écosystème, dont le zooplancton ne constitue qu'une tranche, dans une certaine mesure, arbitraire.

4-2 - Questions ouvertes. Outre les facteurs de préférence et de tolérance écologiques, et le rythme biologique annuel propre à chaque espèce, l'existence de plusieurs autres facteurs extrinsèques ou intrinsèques a été pressentie pour rendre compte de certaines variations cohérentes, difficilement imputables aux aléas de la répartition spatiale et de l'échantillonage.

Tout d'abord, il apparaît des rythmes autres qu'annuels. Ces rythmes peuvent provenir du large : ainsi l'apparition, suivant une périodicité difficile à établir, des formes juvéniles d'Hétéropodes et de Ptéropodes aux stations proche-océaniques (fig. 3 et 10 du second article reproduit ci-dessus au § 2) ; comme nous avons peu approfondi les phénomènes se produisant au large, nous ne tenterons pas d'expliquer ces fluctuations. Des fluctuations cohérentes apparaissent aussi sur le plateau continental. Nous avons signalé une périodicité de 4 à 5 mois dans l'apparition des fortes densités de Pseudeuphausia latifrons aux stations néritiques-externes (figure 51 a), et les phénomènes de double maximum observés chez plusieurs espèces (Cladocères, Creseis acicula...) ; ces phénomènes sont probablement liés à un rythme de reproduction interne à la population. Plus énigmatique est la cohérence constatée dans les fluctuations d'abondance des Cténaires sur l'ensemble du plateau continental (figure 38 a). Les variations constatées lorsque le groupe est, en moyenne, abondant (c'est-à-dire toute l'année en zone néritique-interne, et en saison humide ainsi que pendant la saison sèche 1965 en zone néritique-externe) seraient sans doute considérées comme fortuites, si l'on ne constatait pas leur parallélisme d'une station à l'autre ; ces stations étant éloignées d'environ 30 milles, il faut bien en déduire l'existence d'un facteur de variations supplémentaire, affectant l'ensemble du plateau continental. Ce facteur n'a pu être découvert : tous les facteurs externes envisagés se sont révélés hors-de-phase. Un phénomène analogue, quoique moins net, est observé pour les Doliolés (figure 60).

Le facteur trophique semble parfois prépondérant dans les répartitions ; mais il est souvent difficile à discerner du facteur "masses d'eau", car ces deux facteur sont généralement liés : la plus grande partie de l'enrichissement organique tient au cycle annuel de l'eau néritique-interne et à son extension au delà des baies en saison chaude. Il semble bien que la richesse générale du plancton conditionne en partie le rythme de la reproduction chez de nombreuses espèces planctoniques, benthiques et

nectoniques. On constate par exemple sur le plateau continental que la période pendant laquelle les larves d'Invertébrés benthiques montrent leur abondance maximale diminue d'amplitude à mesure que l'on s'éloigne vers le large, et qu'elle correspond approximativement à la période d'apport néritique-interne. L'abondance relative des formes juvéniles dans le plancton des baies, de même que les phénomènes de prolifération montrés par certaines espèces, impliquent une liaison entre l'intensité de la reproduction et la richesse trophique du milieu. Signalons enfin que l'abondance des oeufs d'Anchois en baie d'Ambaro varie dans un rapport de 1 à 100 entre septembre et la période janvier-mars.

De façon plus précise LE RESTE (1973 b), après avoir démontré l'existence de 5 périodes principales de ponte chez les crevettes Penaeus indicus, constate que pendant la saison chaude ces périodes coincident avec les maxima de biomasse planctonique, et les maxima pluviométriques (figure 67).

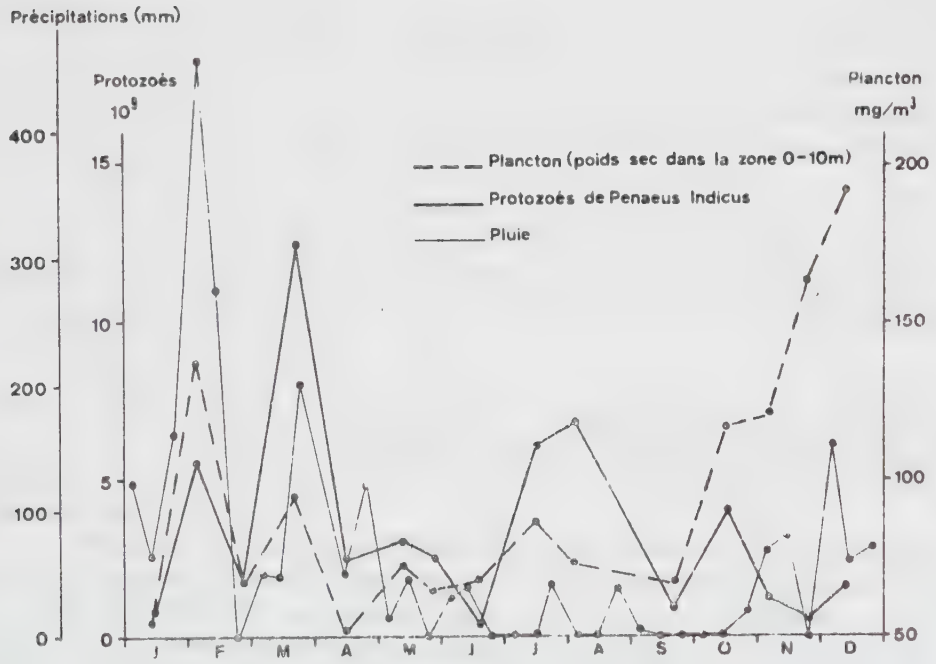


Figure 67 - Variations saisonnières d'abondance en baie d'Ambaro des Protozoés de Penaeus indicus, de la biomasse zooplanctonique dans la zone de fonds compris entre 0 et 10 m, et de la pluviométrie.
(extrait de LE RESTE, 1973 b)

A une échelle plus générale, on s'aperçoit que parmi les espèces constituant des populations abondantes au dessus du plateau continental, nombreuses sont celles que la littérature scientifique signale couramment en plein océan. Citons, pour nous en tenir à un seul exemple, Creseis acicula (à l'encontre de Creseis chierchiae qui, elle, est strictement néritique). Tout se passe comme si, pour ces espèces, l'abondance dans un secteur était à la mesure de la richesse organique générale, ou du moins à la mesure de l'intensité d'un facteur (ou d'un ensemble de facteurs) caractérisant les eaux néritiques. Nous abordons ici un point encore extrêmement énigmatique : la nature exacte de la spécificité des eaux néritiques. Au plus fort de la saison sèche dans la région étudiée, nous ne constatons de différence ni dans les paramètres hydrologiques, ni dans la charge en sels nutritifs, entre les eaux néritiques et celles du proche-large en surface. Cependant, les faunes sont différentes : les espèces strictement néritiques ou strictement océaniques disparaissent à la hauteur du talus ; les espèces tolérantes de l'une ou de l'autre catégorie, que nous avons signalées tout au long de ce chapitre, ont une extension bien délimitée à l'intérieur du milieu étranger, sans qu'au niveau de la limite d'extension (variable suivant les espèces) apparaisse un changement hydrologique.

En fait, il semble bien que le principal facteur de spécificité néritique soit lié précisément à sa richesse en matière vivante planctonique et benthique, qui modifie qualitativement le milieu (en particulier en le chargeant des produits de son métabolisme), et lui confère un pouvoir sélectionnant accentué. La sélection des espèces peut se manifester de différentes façons, que nous citerons dans l'ordre d'une adaptation de plus en plus poussée au milieu néritique :

- Espèces océaniques-tolérantes, capables d'envahir à certaines époques de l'année une partie de la province néritique, mais ne s'y maintenant qu'en nombre limité et parfois seulement à certains stades de développement (exemple Limacina inflata, dont seules les formes jeunes pénètrent relativement loin au dessus du plateau).

- Espèces fréquentes au large, trouvant dans le milieu néritique un environnement favorable, au point d'y développer des populations plus denses qu'en eau océanique (Creseis acicula, Sagitta enflata, Fritillaria pellucida...). Dans le cadre de ce travail, nous les avons classées parmi les espèces néritiques.

- Espèces strictement néritiques, et montrant le plus souvent une extension préférentielle à l'intérieur de gradient de conditions côte-océan. Elles ne se rencontrent en milieu océanique que sporadiquement, à la faveur d'une dérive des eaux néritiques. (Creseis chierchiae, Sagitta ferox, neglecta, Cladocères, Pseudeuphausia latifrons etc...). Ce sont celles que nous avons classées, grosso modo, en "néritiques-internes" et "néritiques-externes".

Un cas intermédiaire entre les deux précédents semble être constitué par les espèces présentant deux formes, l'une peuplant le plateau continental, l'autre le large : les deux sous-espèces de Cavolinia longirostris ; les deux populations peut-être génétiquement distinctes rencontrées chez Atlanta gaudichaudi et chez Temora discaudata. Rappelons également le cas de Creseis chierchiae, qui présente deux formes, l'une néritique-interne, l'autre néritique-externe (mais ce dimorphisme est peut-être phénotypique et lié aux conditions de milieu rencontrées lors du développement des organismes).

D'autres questions posées par les répartitions des espèces restent encore sans réponse. Pour quelles raisons, par exemple, lors de la circulation "estuaire", certaines formes océaniques-tolérantes pénètrent-elles jusque dans les baies à la faveur du contre-courant de fond, alors que d'autres, tout aussi abondantes sur la bordure externe du plateau, n'y parviennent jamais? Cette différence dans les comportements pourrait être liée à une différence dans la localisation verticale des espèces (rappelons qu'une constatation de cet ordre a permis d'expliquer l'extension vers le large différente des deux Cladocères pendant la saison des pluies) ; mais une telle différence n'a jamais été constatée lors des observations en un point fixe. Toutefois, le fait que nous n'ayons pas mis le phénomène en évidence peut signifier simplement qu'il est masqué par l'hétérogénéité spatiale, mais existe statistiquement. Le problème reste donc ouvert.

4-3 - Comparaison avec d'autres régions néritiques tropicales. Nous allons maintenant considérer brièvement les caractéristiques écologiques des peuplements néritiques tropicaux, tels qu'ils apparaissent au dépouillement des travaux, malheureusement épars, consacrés au zooplancton des mers chaudes. Nous suivrons SOURNIA (1969) en définissant les "mers tropicales" comme celles dont la température minimale de surface est d'au moins 22ºC, mais incluerons néanmoins dans notre analyse certaines régions limitrophes. Nous adopterons un ordre inspiré de la géographie, en nous déplaçant le long des côtes à partir de la région malgache.

4-3-1 - Madagascar. Une seule publication, à notre connaissance, a trait au zooplancton néritique d'une autre région que celle de Nosy Be : il s'agit d'une note préliminaire de GAUDY (1967) sur les Copépodes récoltés en une station proche de Tuléar (passe nord du Grand Récif) pendant un an.

Les conditions saisonnières sont assez proches de celles rencontrées à Nosy Be. Toutefois, la température y est un peu plus basse, variant grosso modo entre 22 et 29ºC au cours du cycle annuel ; la salinité est un peu plus élevée, et plus constante : 34,5 à 35,5 °/oo, sauf au moment des dessalures, peu durables et généralement peu intenses, de la saison des pluies (le climat est beaucoup plus sec dans cette partie de Madagascar qu'à Nosy Be)(GAUDY, 1973).

Le nombre de Copépodes est le même qu'à Nosy Be, mais la moitié seulement des formes recensées est commune aux deux localités. Si l'on se réfère à la classification écologique établie à Nosy Be, on constate que les espèces les plus abondantes à la station choisie par l'auteur sont néritiques-externes ou océaniques-tolérantes. On y rencontre, de plus, quelques océaniques superficielles moins tolérantes marquant, sporadiquement tout au long de l'année, des arrivées d'eau du large sur le plateau continental ; et quelques espèces néritiques-internes, liées aux dessalures (Eucalanus subcrassus, Labidocera acuta et minuta), qui font présumer de l'existence d'un peuplement néritique-interne caractérisé au voisinage des rares arrivées d'eau douce. La station de GAUDY se rattache donc nettement aux stations néritiques-externes de Nosy Be.

Le zooplancton malgache reste très partiellement connu. Il serait

intéressant d'établir une description de ses caractères écologiques au moins en deux points de la côte ouest, à savoir la région de Majunga et celle de Tuléar. Ces deux régions sont en effet caractéristiques : arrivée d'un fleuve important à Majunga ; sécheresse à Tuléar ; d'autre part des remontées d'eau profonde ont été signalées au large (MENACHE, 1961 ; MAGNIER et PITON, 1973), et pourraient avoir une influence importante sur l'écosystème néritique, comme celà se produit (voir plus bas) sur la côte ouest-africaine.

4-3-2 - Côte est-africaine. La seule étude synthétique réalisée sur la côte orientale d'Afrique consiste en un cycle annuel d'observations effectué par WICKSTEAD (1963 a, b, 1968) à Zanzibar ; peu de résultats ont malheureusement été publiés.

Située à 7 degrés au nord de Nosy Be, la région de Zanzibar se trouve plus nettement sous l'influence de la mousson. Les pluies ont lieu localement à deux époques de l'année : mars-mai et octobre, mais les dessalures maximales liées au débit des fleuves se produisent d'avril à juin. Elles restent localisées au voisinage immédiat de la côte (NEWELL, 1957, 1959).

Des trois stations de WICKSTEAD, deux sont situées dans le chenal peu profond séparant Zanzibar de la côte africaine, et contiennent une faune néritique, rarement affectée par des pénétrations d'eau du large. La troisième station est extérieure et surplombe le talus continental ; sa faune est typiquement océanique.

Le zooplancton dans son ensemble (nombre total d'organismes, volume, poids sec) est abondant de décembre à avril, pauvre de mai à novembre ; toutefois, les fluctuations sont très atténuées à la station extérieure. Les Cladocères (mêmes espèces qu'à Nosy Be) ne se rencontrent pratiquement qu'aux deux stations néritiques, entre décembre et mars, avec un unique maximum d'abondance en janvier et février (le groupe peut constituer alors jusqu'à 50% des effectifs zooplanctoniques)(*).

Citons également, à propos de la côte est-africaine, le travail de KENSLEY (1971) sur les Sergestidae rencontrés au large des côtes de l'Afrique du Sud. A la limite sud de la zone tropicale telle que nous l'avons défini, c'est-à-dire à la latitude de Lourenço-Marques, et jusqu'à la latitude du Cap, on observe pour Lucifer typus, chacei, penicillifer et pour Acetes erythraea une répartition côte-large semblable à celle observée à Nosy Be (la première espèce océanique, occasionnelle sur le plateau ; les deux suivantes néritiques ; la troisième très côtière). L'auteur ne signale pas L. hanseni, mais signale par contre une espèce non récoltée à Nosy Be : L. orientalis, qui semble être localisée au voisinage du talus continental.

Le zooplancton rencontré sur la rive africaine du Canal de Mozambique semble donc, comme il était logique de s'y attendre, des caractères très voisins de celui de la rive malgache.

4-3-3 - Golfe Persique. Le Golfe Persique appartient entièrement à la province néritique. En raison du caractère extrêmement aride

---

(*) Les considérations de l'auteur sur la biologie de ce groupe ont été analysées dans la Troisième Partie de ce mémoire, § 1-4.

des régions qui l'entourent, il constitue un bassin de concentration. Ses eaux sursalées s'écoulent par le fond du détroit d'Ormuz, compensées par un courant de surface en sens inverse. Cette situation hydrologique devrait rendre compte de phénomènes planctoniques particuliers, qui n'ont malheureusement jamais été analysés en détail. Nous ne disposons, concernant cette région marine, que d'un article de PESTA (1912) et des résultats actuellement publiés de la troisième mission océanographique du "Commandant Robert Giraud" (mai 1961, 11 stations dans le Golfe Persique). On peut ainsi observer quelques répartitions d'espèces (FRONTIER, 1963 c ; FENAUX, 1964 ; DAVID, 1966 ; FURNESTIN et CODACCIONI, 1968 ; LEVEAU, 1968).

La faune planctonique du Golfe Persique se caractérise par un très grand appauvrissement qualitatif et quantitatif, se manifestant dès l'entrée du golfe et s'accentuant lorsqu'on se rapproche de l'extrémité nord-ouest. Dans la moitié la plus externe pénètrent un petit nombre d'espèces océaniques superficielles ; la liste en est commentée par LEVEAU et SZEKIELDA (1968). On remarque que Creseis acicula, généralement très abondante en milieu néritique, et fréquente au large du Golfe Persique, n'y pénètre pas : sa prolifération sur les faibles fonds en d'autres régions est liée à la présence d'apports fluviatiles, complètement absents ici.

4-3-4 - Pakistan et côte ouest de l'Inde. On trouve, concernant les côtes de l'Inde et du Pakistan, un grand nombre de travaux (de valeur d'ailleurs très inégale). Certains sont publiés dans des revues qu'il est difficile de se procurer, de sorte que notre documentation comporte quelques lacunes. Il est cependant possible de dresser un tableau assez cohérent des variations spatiales et saisonnières du zooplancton néritique dans cette partie du monde, qu'affectent des phénomènes saisonniers particulièrement accusés.

Une description hydro-climatique de la côte ouest-indienne et pakistanaise peut être trouvée dans BANSE (1959, 1968), SUBRAHMANYAN (1959 b), PANNIKAR et JAYARAMAN (1966), PRASAD (1969). Le facteur climatique prépondérant est évidemment l'alternance des moussons, dont dépendent les fluctuations saisonnières de la température, de la salinité, des apports en sels nutritifs, et de la courantologie locale. La période juin-août (mousson de sud-ouest) correspond au minimum saisonnier de température, au maximum d'apports fluviatiles, et au maximum d'agitation de la couche d'eau néritique et du sédiment. A cette époque également, se déclenche l'upwelling, qui s'étend de Cochin à Karachi, et persiste jusqu'en novembre ou décembre. Les eaux d'upwelling envahissent la moitié externe du plateau continental à partir de juin; en même temps, des eaux très dessalées s'écoulent vers le large en surface. La couche d'eau est donc fortement stratifiée pendant la mousson de sud-ouest et en période de "postmousson" ; elle s'homogénéise au moment de la mousson d'hiver (décembre-mars) - qui, par ailleurs, a peu d'influence sur le climat local.

Il résulte de ces régimes hydrologiques, que l'enrichissement du milieu en éléments nutritifs est étroitement lié à la mousson d'été, qui intervient par l'intermédiaire de trois éléments simultanés : apports fluviatiles ; apports dus à l'upwelling ; agitation des sédiments, permettant la libération de sels nutritifs dans la couche d'eau (SESHAPPA et JAYARAMAN, 1956 ; JAYARAMAN et SESHAPPA, 1957).

Un maximum phytoplanctonique accentué prend place dès le début

de la mousson d'été. On observe des développements "explosifs" de Diatomées, inhibés toutefois par les dessalures extrêmes. La répartition spatiale est très irrégulière (essaims) en début de mousson, mais se régularise dès que les courants saisonniers sont bien établis (SUBRAHMANYAN, 1959 a). Ce phénomène est sans doute à rapprocher de ce qui a été observé au début de la saison des pluies dans les baies de la côte malgache, où le peuplement planctonique reste irrégulier jusqu'à l'établissement d'une circulation "estuaire" intéressant l'ensemble du plateau continental.

Le cycle annuel du zooplancton peut être décrit à partir des observations de HORNELL et NAYDU (1924), MENON (1945), GEORGE (1952, 1953), NAIR (1954), SUBRAHMANYAN (1959 a), RAMAMURTHY (1965), SELVAKUMAR (1970), VANNUCCI et al. (1970), HAQ et al. (1973).

Au maximum phytoplanctonique de mousson d'été succède, dès que les dessalures s'atténuent et que la température remonte, un développement zooplanctonique qui atteint son maximum vers août-septembre. Le zooplancton est alors essentiellement constitué de formes de petite taille, et de formes de développement. Il se constitue à cette époque, en particulier, des essaims considérables de Cladocères (Evadne tergestina : maximum en juin ; puis Penilia avirostris : maximum en août). Copépodes et Chaetognathes sont encore rares (notons que Sagitta enflata a complètement disparu du milieu dès le début de la mousson). Par contre, les Salpes et les Dolioles sont nombreux. On observe à la même époque l'arrivée sur le plateau continental d'espèces indicatrices des eaux d'upwelling (VANUCCI et al., 1970 ; HAQ et al., 1973).

A l'approche de la mousson d'hiver se constitue un écosystème de nature très différente, plus diversifié et plus équilibré. On note d'abord un second développement des populations de Cladocères (octobre) ; puis à partir d'octobre-novembre Copépodes, Lucifer et Chaetognathes augmentent en nombre, et atteignent leur maximum entre décembre et février. Des formes de grande taille apparaissent dans le milieu : grand Copépodes, Ptéropodes, Hétéropodes, Méduses, Siphonophores, Cténaires, Salpes, faisant augmenter le volume planctonique alors que le nombre d'organismes décroît. Les auteurs signalent des successions faunistiques qui, jusqu'en avril-mai, traduisent le vieillissement de l'écosystème. Signalons qu'undeuxième maximum de Chaetognathes a lieu, avec une composition spécifique différente du premier, au tout début de la mousson de sud-ouest.

Enfin, l'installation de cette dernière constitue un bouleversement du milieu, aboutissant à la quasi-disparition d'un grand nombre d'espèces zooplanctoniques, et à l'apparition des "blooms" phytoplanctoniques signalés plus haut.

La comparaison de cette succession avec le cycle observé à Nosy Be est suggestive. La mousson d'été, par sa brutalité et l'intensité de ses effets, n'a pas son équivalent sur la côte malgache. Tout au plus, les déséquilibres trophiques qui ont lieu dans les baies en début de saison des pluies (époque correspondant exactement à celle de la mousson de sud-ouest, compte tenu du changement d'hémisphère), dus à l'arrivée brutale d'eau douce et d'éléments nutritifs dans un milieu homogène et appauvri, peuvent être considérés comme l'équivalent, en réduction, du bouleversement apporté par

la mousson dans l'écosystème indien. La période post-mousson, par contre, se rapproche clairement de la saison humide à Madagascar : la couche d'eau néritique est encore stratifiée, mais la température et la salinité moyenne augmentent. Il se développe alors un peuplement zooplanctonique présentant de nombreux points communs avec le peuplement que nous avons appelé "néritique-interne" : populations considérables de Cladocères, avec deux maxima dans le temps ; essaims de Creseis acicula ; puis augmentation générale du nombre d'espèces et évolution de l'écosystème vers un état équilibré. Toutefois, la présence de l'upwelling, qui affecte directement une partie du plateau continental, apporte un élément supplémentaire. Enfin, la période "pré-mousson" (mars-mai) semble s'apparenter à la fin de la saison sèche (août-octobre) à Nosy Be.

4-3-5 - Côte est de l'Inde. Les conditions hydroclimatiques sont plus variées sur cette côte que sur la côte ouest. Dans la partie nord du pays, le régime lié aux moussons s'apparente à celui de la côte ouest. Dans la partie sud au contraire (approximativement à partir de Waltair, 18ºN), la mousson de sud-ouest ne provoque que des pluies modérées ; la véritable saison des pluies coincide avec le début de la mousson de nord-est (septembre à décembre) ; les températures sont alors élevées. D'autre part, l'upwelling côtier se produit essentiellement de mars à mai, et plus intensément au nord qu'au sud (LA FOND, 1954 ; JAYARAMAN, 1965 ; PANNIKAR et JAYARAMAN, 1966). Ajoutons que le bassin versant de la côte est-indienne est plusieurs fois supérieur à celui de la côte ouest ; il en résulte que le golfe du Bengale est dans son ensemble plus dessalé que la mer d'Arabie (respectivement 30 à 33°/oo et 34 à 37°/oo). Les rythmes de la production planctonique en eau néritique reflètent ces caractéristiques.

Le plancton de la région de Calcutta est encore très mal connu. DUTTA et al. (1954) décrivent des fluctuations saisonnières dans une zone d'estuaire. Les variations de composition du zooplancton sont étroitement liées à la salinité. La biomasse montre deux maxima par an : le premier (mai-juin en amont, juin-juillet en aval) est lié à la mousson de sud-ouest (pluvieuse), sans décalage dans le temps par rapport aux apports fluviatiles : nous sommes en présence d'un peuplement très adapté aux variations de salinité, et pour lequel une arrivée massive d'eau douce n'a pas l'effet catastrophique constaté un peu plus au large. Le deuxième maximum de biomasse a lieu en novembre-mars en amont, octobre-janvier en aval : il est donc concommitant de la mousson de nord-est (sèche) ; mais la description du peuplement que donne l'auteur ne permet pas de savoir s'il correspond, comme celà se produit à la même époque sur la côte ouest, à un écosystème climacique.

Vers 18ºN (région de Waltair) le rythme de la production planctonique apparaît lié à la circulation le long de la côte (GANAPATI et MURTHY, 1954) : courant portant sud-ouest de juillet à décembre, apportant une eau chaude, dessalée et turbide, riche en phosphates et silicates, en provenance des estuaires du nord du golfe du Bengale ; courant portant nord-est de janvier à juin, apportant des eaux plus fraiches, salées et claires en provenance du sud ; l'upwelling s'y superpose entre mars et mai. Ces divers mouvements d'eau sont marqués par des changements faunistiques (GANAPATI et BHAVANARAY ... 1958).

La production primaire montre deux maxima : l'un en mars-avril, lié à l'upwelling, l'autre en octobre-novembre, lié aux apports continentaux locaux ou en provenance du golfe ; le zooplancton montre un pic principal en mars et un maximum secondaire en août (GANAPATI et MURTHY, 1955 ; GANAPATI et SUBBA RAO, 1958). La période octobre-mars a été particulièrement examinée (GANAPATI et al., 1954) : la dessalure, maximale en octobre près de la côte, se traduit par une raréfaction du zooplancton (Copépodes, Chaetognathes), qui ne se développe qu'à partir de décembre, en même temps que la température baisse et que la salinité augmente. Il n'est pas fait mention des populations de Cladocères, dont les réponses à ces diverses variations de milieu seraient pourtant intéressantes à considérer.

Le plancton de la région de Madras est relativement mieux connu, du moins sur le plan qualitatif : on dispose en effet d'un certain nombre de listes d'espèces et de "calendriers planctoniques" (MENON, 1931 ; JOHN, 1937 ; NAIR, 1949 ; KRISHNAWAMY, 1953 a, b, c, etc...).

La production primaire a été étudiée dans cette région par MENON (1931), RAMAMURTHY (1953), SUBRAHMANYAN et SEN GUPTA, 1965) ; ces auteurs signalent des successions de maxima reliés aux conditions hydroclimatiques diverses : upwelling de mars à mai ; agitation du sédiment par la mousson de sud-ouest ; apports terrigènes en mousson de nord-est. L'importance respective des poussées phytoplanctoniques liées à ces divers phénomènes semble varier d'une année à l'autre.

Le zooplancton total montre au cours de l'année des variations erratiques, dont la signification s'éclaircit lorsqu'on examine les groupes particuliers. Les dessalures de saison des pluies suscitent, comme partout ailleurs sur la côte indienne, un appauvrissement notable des populations de Copépodes, Chaetognathes, Lucifer (MUKUDAN, 1951). Par contre les Cladocères, les Appendiculaires, les Salpes, Creseis acicula constituent en septembre-octobre des essaims denses, succédant sans délai aux poussées phytoplanctoniques ; une seconde période d'essaims semble avoir lieu en janvier-mars, mais sa signification est moins claire ; peut-être suit-elle un pic phytoplanctonique secondaire tel que celui décrit en décembre par MENON. Vers avril s'installe un plancton plus varié, caractérisé par l'abondance des Copépodes et des Chaetognathes, et par la succession de maxima relatifs aux différentes espèces.

Plus au sud (Porto-Novo : KRISHNAMURTHY, 1967 ; Golfe de Mannar et baie de Palk : CHACKO, 1950; PRASAD, 1954 à 1958) les poussées phytoplanctoniques principales sont clairement liées aux deux moussons, et dues pour la première (mai-juin) à l'agitation du sédiment, pour la deuxième (septembre-octobre) aux apports fluviatiles ; l'influence de l'upwelling n'est pas signalée. Les réponses du zooplancton, telles que décrites par les auteurs, semblent confuses et difficiles à expliquer. PRASAD fait état de différences entre les baies de Mannar et de Palk, pourtant très proches. Notons que CHACKO et KRISHNAMURTHY signalent l'arrivée de Ptéropodes et d'Hétéropodes océaniques près de la côte entre mars et août.

En conclusion, la côte est-indienne est le siège de phénomènes

extrêmement variés dont les effets se succèdent et interfèrent sur les populations planctoniques. Les principales causes d'eutrophisation du milieu : upwelling, agitation du sédiment, apports terrigènes directs et différés, se trouvent ici plus ou moins décalés dans le temps, alors qu'ils se réalisaient simultanément le long de la côte ouest. Une analyse des phénomènes planctoniques devrait donc permettre de se rendre compte de leurs effets respectifs ; malheureusement cette analyse, tant en ce qui concerne le phytoplancton que le zooplancton, est encore par trop sommaire, et fondée sur l'étude de stations trop peu nombreuses, pour que puisse en ressortir une explication claire des successions constatées. Retenons que cette partie du littoral indien nous apparaît comme une région privilégiée, dans laquelle il serait particulièrement indiqué d'entreprendre un jour une opération à grande échelle, orientée sur l'écologie causale des populations néritiques.

4-3-6 - Indonésie. Le plancton des mers indonésiennes est l'objet d'une note très élémentaire de DELSMAN (1939), puis d'une étude préliminaire de THAM (1953 a et b), enfin d'un important travail de WICKSTEAD (1958, 1961). Ce dernier concerne la région de Singapour, le détroit de Malacca et l'extrême sud de la mer de Chine méridionale (soit une région comprise entre l'équateur et 7°30' N, presque exclusivement néritique).

La région est soumise à l'alternance des moussons, mais les pluies ont lieu toute l'année, de sorte que le milieu est en permanence dessalé et peu stratifié : 28,5 à 31,8 °/oo en surface, 31 à 32 °/oo près du fond. Les salinités minimales se rencontrent en janvier (époque du maximum de précipitations), les salinités maximales en octobre-novembre et mars-avril, c'est à dire aux renversements de mousson. La température est minimale en janvier, maximale pendant la pré-mousson et la mousson de sud-ouest (mars-juin), diminue ensuite mais marque une remontée à l'inter-mousson de septembre-novembre.

THAM signale un fort maximum phytoplanctonique en avril-mai, un maximum secondaire en octobre-novembre, un minimum d'août à octobre. Les deux maxima suivent les renversements de mousson.

La faune décrite s'apparente beaucoup à celle de Nosy Be. Les espèces signalées sont pour la plupart des espèces repérées à Nosy Be comme "néritiques-internes" ou "néritiques-externes", mais la distinction entre les deux faunes n'apparaît pas, à la lecture du rapport de WICKSTEAD, aussi tranchée que le long de la côte malgache. La raison en est peut-être la complexité topographique de la région étudiée, liée à la complexité de la courantologie locale (qui s'inverse saisonnièrement), circonstance qui se prête mal à l'établissement d'un gradient côte-océan stable, sauf peut-être en mer de Chine méridionale, où l'auteur distingue quatre faunes de Copépodes : une faune d'eau côtière, une faune d'eau néritique éloignée de la côte, une faune océanique de surface, une faune océanique profonde (cette classification n'est malheureusement pas aussi bien établie pour les autres groupes). L'auteur signale d'autre part des différences faunistiques entre le détroit de Malacca et la partie néritique de la mer de Chine ; toutefois, les stations étant peu nombreuses, et occupées à des époques différentes, on peut penser que la différence peut être fortuite. Signalons enfin la présence d'espèces océaniques tolérantes marquant la pénétration d'eau océanique au dessus du plateau continental ; ce sont les mêmes espèces,

à peu de choses près, qu'à Nosy Be : divers Copépodes, Stylocheiron spp., Lucifer typus, Pterosagitta draco, Limacina spp. etc... Elles permettent de suivre des mouvements d'eau saisonniers, et d'établir par exemple que les échanges sont très réduits entre le détroit de Malacca et les eaux de l'Océan Indien au nord de ce détroit, alors que les eaux de la mer de Chine pénètrent, en mousson de nord-est, profondément en région néritique et jusqu'en mer de Java.

Les variations saisonnières, principalement étudiées au voisinage immédiat de Singapour, sont prononcées, en dépit de la relative stabilité des conditions ambiantes. WICKSTEAD conclut de ses observations que les petites variations de milieu, si elles sont insuffisantes pour détruire les populations, influencent la reproduction des organismes suffisamment pour déterminer des succession faunistiques. Les cycles annuels observés s'apparentent beaucoup à ceux que nous avons constaté en zone néritique-interne dans la région de Nosy Be. Citons quelques exemples.

Les Cladocères (mêmes espèces qu'à Nosy Be) montrent deux maxima abrupts coincidant avec les périodes d'inter-moussons, donc avec les deux maxima phytoplanctoniques (rappelons que la comparaison avec les phénomènes observés en d'autres régions n'a pas permis de retenir l'hypothèse séduisante de l'auteur faisant intervenir, pour expliquer ce double maximum, l'effet de la température sur la biologie des espèces : cf. § 1-4 ci-dessus).

Creseis acicula présente aussi, comme à Nosy Be, deux maxima d'abondance, synchrones ici avec ceux des Cladocères et du phytoplancton alors qu'ils en étaient décalés sur la côte malgache. L'espèce constitue la majeure partie des Ptéropodes des récoltes de l'auteur ; celui-ci, cependant, remarque qu'avec un filet plus fin il obtient la dominance d'une petite espèce qu'il identifie comme Hyalocylix striata, espèce extrêmement improbable : il s'agit vraisemblablement de la forme à coquille cannelée de Creseis chierchiae, très abondante à Nosy Be dans la zone néritique.

Les Copépodes dans leur ensemble marquent deux maxima principaux, l'un en juin, l'autre en novembre-décembre, donc faisant suite aux maxima du phytoplancton, des Cladocères et des Creseis. THAM signale en outre un maximum en avril, simultané avec le maximum phytoplanctonique principal.

Le seul Euphausiacé régulièrement présent est Pseudeuphausia latifrons, qui semble apparaître à la suite du maximum des Copépodes : larves et adultes sont nombreux de juillet à septembre puis, à un moindre degré, entre janvier et mars. L'espèce est rencontrée surtout à quelque distance des côtes, et non loin du fond ; WICKSTEAD interprète cette dernière particularité en faisant état d'un "géotropisme positif" ; nous aurions tendance à penser, suite à l'analyse des variations faunistiques dans la région de Nosy Be, que l'espèce (néritique-externe) recherche simplement les salinités les moins faibles.

Les Lucifer sont nombreux de novembre à avril, rares ou absents de mai à octobre : le cycle annuel se superpose donc sans déphasage à celui de Nosy Be. L'espèce la plus abondante près de côte est L. penicillifer ; L. chacei n'est pas signalé, non plus que l'espèce très côtière L. hanseni ; par contre, l'auteur signale L. intermedius (absent à Nosy Be) en région néritique, mais loin de côte.

Au contraire des précédents, les Méduses, Calycophores, Chaetognathes sont plus abondants en mousson de sud-est.

Les Appendiculaires et la plupart des formes larvaires méroplancto-

niques abondent au moment des inter-moussons.

En conclusion, si le peuplement zooplanctonique de la région indonésienne ressemble qualitativement beaucoup à celui de Nosy Be, et plus précisément à la partie néritique-interne de ce dernier, sa dynamique paraît très différente, et différente également de celle observée le long des côtes de l'Inde. Par un mécanisme encore obscur, les renversements de mousson semblent déclencher une intensification de la production primaire, immédiatement suivie par un rajeunissement de l'écosystème : développement d'un zooplancton riche en phytophages (Cladocères etc.) et en formes larvaires. Ce peuplement subit l'évolution habituelle et, après le rajeunissement d'octobre-novembre (moins intense que le précédent), atteint au cours de la mousson d'hiver, comme en Inde, le stade mature caractérisé par l'abondance des prédateurs.

4-3-7 - Océan Pacifique. Le cycle annuel du plancton n'a été étudié en milieu néritique qu'en deux localités : la Grande Barrière australienne et le Golfe de Panama.

Le plancton récolté lors de l'expédition de la Grande Barrière (juillet 1928 - juillet 1929) a fait l'objet d'un bon nombre d'études essentiellement systématiques. Néanmoins quelques articles généraux, et les nombreuses remarques écologiques des auteurs, permettent de dresser un tableau du peuplement rencontré et de ses fluctuations.

L'environnement physico-chimique est décrit par ORR (1933). Le secteur étudié comprend un plateau continental de 30 milles de large, à fond vaseux sauf à proximité de la barrière corallienne, et une zone située immédiatement au large de la barrière. L'année comprend deux saisons tranchées : une saison sèche (mars-octobre) dominée par un alizé violent qui brasse la couche d'eau néritique jusqu'au sédiment, et pendant laquelle la température de l'eau est fraîche (21ºC), et la salinité homogène et de l'ordre de 34,7°/oo ; une saison pluvieuse (octobre-février), beaucoup plus calme, où la température est élevée (29,5ºC) et la salinité variable en fonction des précipitations. Les pluies les plus fortes se produisent en février ; la dessalure maximale du milieu a lieu de février à mai.

MARSHALL (1933) décrit le cycle annuel de la fertilisation et de la production phytoplanctonique. Les rivières n'apportent que des quantités négligeables de sels nutritifs (silicates exceptés) ; la fertilisation du milieu provient essentiellement du brassage du sédiment par le vent en saison sèche. Le phytoplancton se compose alors essentiellement de Diatomées, dont les populations se développent de façon intermittente en fonction de l'agitation du milieu ; en été, les Cyanophycées dominent (à Nosy Be, les Cyanophycées se développaient également surtout par temps pluvieux et calme).

La composition générale du zooplancton est décrite par RUSSELL et COLMAN (1934, 1935). Le nombre total d'organismes zooplanctoniques montre un cycle annuel inverse de celui du phytoplancton, puisqu'il est maximum en janvier, minimum en septembre, la variation étant de 1 à 4 (de 1 à 5,3 pour les Copépodes seuls). Il se développe en saison des pluies des populations d'Evadne tergestina (localisées près des côtes), de Pt ropodes (Creseis spp.(*),

(*) RUSSELL et COLMAN (1935) signalent Creseis acicula et virgula dans le lagon, avec pour les deux espèces un double maximum : décembre et mars. Nous aurions tendance à penser que "virgula" représente en fait l'espèce néritique C. chierchiae.

Cavolinia longirostris), d'Appendiculaires etc. En saison sèche, au contraire, on voit se multiplier les carnivores (Chaetognathes, Méduses holoplanctoniques Siphonophores - groupes qui subissent une importante diminution d'abondance au moment du maximum de précipitations). Signalons la présence pérennante de Pseudeuphausia latifrons et de Lucifer penicillifer, espèces néritiques-externes. Doliolum denticulatum présente deux maxima d'abondance, l'un en décembre-janvier, l'autre en avril-mai : phénomène que l'on peut peut-être rapproché des maxima de décembre et de juillet observés en baie d'Ambaro pour D. gegenbauri (cf. figure 62 ci-dessus).

En fin de saison sèche, de l'eau océanique superficielle pénètre dans le lagon par les passes, apportant des espèces du large, qui peuvent persister dans le milieu néritique jusqu'à l'arrivée des fortes dessalures. Ainsi, Lucifer typus se rencontre (en petit nombre) en deçà de la barrière corallienne de fin juillet à novembre.

De ces remarques faunistiques, extraites de RUSSELL et COLMAN (loc. cit.), FOXON (1932), TATTERSAL (1936), KRAMP (1953), GORDON (1956), on peut conclure à l'existence d'un peuplement planctonique parent de celui de Nosy Be, mais à dynamisme plus flou en raison de la moindre intensité des facteurs écologiques saisonniers. Le gradient côte-large, fondamental à Nosy Be, et dû à la diffusion de l'influence terrigène, apparaît à peine ici. Corrélativement, la maturation écologique (diversification, multiplication des carnivores) s'observe exclusivement le long de la succession des saisons, alors qu'à Nosy Be elle réalisait un processus stationnaire lié à la diffusion côte-large, et pouvait s'observer le long d'une radiale.

La côte pacifique américaine est mal connue du point de vue de la biologie néritique. Toute la partie tropicale se trouve sous l'influence d'upwellings intenses, qui masquent le phénomène littoral...tout au moins dans l'intérêt qu'y portent les scientifiques.

Des populations denses de Penilia avirostris, Cladocère côtier, sont signalées le long des côtes du Pérou (DELLA CROCE, 1964) et dans le Golfe de Californie (MANRIQUE, 1971) ; le second auteur signale, une fois de plus pour cette espèce, le phénomène de double maximum annuel (mars et juin), et ajoute que les populations sont clairsemées pendant les mois froids. Ce dernier point semble contredire l'influence de l'upwelling, à laquelle l'auteur rattache l'enrichissement planctonique constaté. Le phénomène nous semble au contraire démontrer l'existence d'une influence côtière prédominante, encore insuffisamment décrite.

L'importante étude de cycle annuel réalisée par FORSBERGH (1963, 1969) dans le Golfe de Panama concerne essentiellement le phytoplancton et la productivité primaire. Les phénomènes océaniques principaux ressentis dans cette région néritique sont :

- des apports fluviatiles en saison des pluies (avril-décembre), suscitant un front halin à quelque distance de la côte ;
- l'influence d'un upwelling dû à l'alizé pendant la saison sèche (janvier-avril), et lors d'une recrudescence en juillet.

Le développement phytoplanctonique se produit essentiellement en réponse à l'upwelling ; le volume zooplanctonique devient maximal après le développement du phytoplancton, entre avril et juin. Malheureusement, aucune analyse faunistique n'est donnée.

Signalons, pour être complet, quelques descriptions du zooplancton

des lagons : TOKIOKA (1942, 1960), JOHNSON (1949), ROSE (1953), MICHEL et al. (1971). Ces descriptions se limitent pratiquement à des inventaires d'espèces, mettant en évidence l'existence d'une faune bien différenciée par rapport à la faune océanique environnante. On y reconnaît, en particulier, certaines espèces classées comme "néritiques-internes" ou "néritiques-externes" à Nosy Be : Sagitta neglecta, bedfordii, robusta. Undinula vulgaris est signalée par JOHNSON comme endémique des lagons, et absente du plancton océanique.

4-3-8 - Rive américaine de l'Atlantique.

Les conditions hydrologiques au large des côtes sud du Brésil (de Rio de Janeiro à la lagune de Patos) sont décrites par EMILSSON (1961). On distingue quatre masses d'eau : les eaux tropicales superficielles, chaudes et salées, constituant le courant du Brésil (portant sud) ; l'eau subtropicale sous-jacente, fraiche et salée ; l'eau côtière, irrégulièrement développée le long de la côte en face des arrivées d'eau douce (peu importantes sur cette partie de la côte) ; enfin l' "eau du plateau", située entre l'eau côtière et le courant du Brésil, constituée du mélange de ces deux eaux et de l'eau subtropicale, qui remonte le long du talus.

L'influence océanique en milieu néritique est minimale en été (époque du maximum de dessalure le long de la côte), car la limite occidentale du courant du Brésil est stable, et correspond au tracé du talus continental. En hiver, au contraire, cette limite est plus irrégulière, et il se forme des boucles qui pénètrent au dessus du plateau continental.

Cette situation hydrologique se reflète dans la faune planctonique, décrite par ALMEIDA PRADO (1961), BJÖRNBERG (1963), GAUDY (1963), TEXEIRA et KUTNER (1962 a et b), VANNUCCI (1963), BARTH (1969), FERREIRA DA COSTA (1971), LOPEZ (1966). Les auteurs distinguent dans la couche d'eau néritique :

- une faune d'eau côtière comprenant les Cladocères, certains Copépodes parmi lesquels Euterpina acutifrons (rencontrée dans la faune "néritique-interne" de l'Indopacifique), Sagitta frederici (espèce néritique exclusivement atlantique), huit espèces de Méduses, beaucoup de stades juvéniles ;
- une faune du plateau continental, comprenant entre autres Centropages furcatus (néritique-externe); Lucifer faxoni (qui semble remplacer en Atlantique les espèces néritiques-externes penicillifer et chacei rencontrées dans l'Indopacifique, et montre deux maxima de reproduction, l'un après le maximum de dessalure côtière, l'autre en fin de saison sèche); Creseis acicula;
- une faune liée aux apports d'eau du large sur le plateau se produisant pendant les mois d'hiver : Lucifer typus, Pterosagitta draco, Limacina inflata etc.

Au nord du Brésil (de Récife à l'Amazone), l'océanographie littorale est sous l'influence du courant sud-équatorial, qui se divise contre la côte en deux branches opposées, suscitant à la latitude de Récife un upwelling par divergence qui enrichit considérablement le milieu (BARTH et HAUILA, 1968). Entre Récife et l'embouchure de l'Amazone, la branche nord-ouest du courant sud-équatorial, pauvre en plancton, se distingue nettement de l'eau côtière plus riche, peuplée de Cladocères et de Lucifer faxoni, mais n'occupant qu'une bande de quelques milles de large (BARTH et FERREIRA DA COSTA, 1968).

L'Amazone, enfin, fournit un apport considérable de matériel nutritif, dont la plus grande partie est entraînée vers le nord-ouest par le courant sud-équatorial. Il se constitue une langue d'eau dessalée, de plusieurs centaines de milles de longueur, dans laquelle le plancton se trouve enrichi à la mesure des apports terrigènes dont l'importance est saisonnière (volume zooplanctonique et nombre d'organismes sont trois fois plus élevés en saison humide qu'en saison sèche), mais s'appauvrit qualitativement : ALVARIÑO (1968) note que 75% des espèces océaniques environnantes y deviennent rares ou absentes. Le mélange avec l'eau océanique est très lent ; des lentilles d'eau dessalée (salinité inférieure à 33°/oo, alors que l'eau environnante est à 35 ou 36°/oo) et riche en silicates s'observent jusqu'à 370 km de l'embouchure du fleuve (ALVARINO, loc. cit. ; CALEF et GRICE, 1967). La faune de ces lentilles est singulière : elle comprend de grandes quantités d'Evadne tergestina et de Lucifer faxoni juvéniles, souvent plusieurs fois plus abondants que les Copépodes ; par contre on y trouve un seul Copépode néritique : Centropages furcatus, les autres espèces étant océaniques euryhalines ; Lucifer typus ne s'y rencontre jamais, alors qu'il est abondant autour des lentilles.

Au Vénézuela, l'hydrologie et la productivité planctonique sont étudiées par GADE (1961), SIMPSON et GRIFFITHS (1971), dans le Golfe de Cariaco. Il s'agit d'une baie de 350 km^2 environ, d'une profondeur maximale de 90 m, séparée par un seuil peu profond d'un bassin océanique faisant partie de l'extrême sud de la mer des Antilles.Les apports d'eau douce y sont très réduits, et la salinité est constamment élevée.

Le plancton, plus riche qu'à l'extérieur de la baie, semble se développer en cycle fermé. Une minéralisation intense se produit dans les couches profondes ; des conditions anoxiques apparaissent à partir de 60 m. De décembre à avril, des vents de NE assez forts suscitent dans le fond de la baie l'apparition d'un upwelling, qui entraîne vers la surface l'important matériel nutritif accumulé en profondeur : il s'ensuit un développement planctonique intense. En juillet, la réserve de matériel nutritif est épuisée, et les conditions anoxiques ont disparu. En août-septembre, des vents de sud-ouest modérés font entrer de l'eau extérieure dans la baie et stoppent l'upwelling ; le plancton devient très pauvre. Quelques indications faunistiques, malheureusement limitées à la période mai-novembre, sont données par LEGARÉ et par ZOPPI (1961), mais elles éclairent assez peu l'écologie du peuplement.

Quelques travaux ont trait au zooplancton néritique du Golfe du Mexique. Le plancton rencontré au voisinage des mangroves de Floride est étudié par SMITH et al. (1950), DAVIS et WILLIAMS (1950), WOODMANSEE (1958). La faune décrite se rapproche de la faune côtière rencontrée ailleurs Temora turbinata, Euterpina acutifrons, Lucifer faxoni, Sagitta neglecta...) ; des périodicités saisonnières complexes sont signalées, sans doute en relation avec les périodicités enchevêtrées de la fertilisation par apports terrigènes et par remontées d'eau, qui caractérisent le Golfe du Mexique ; toujours est-il qu'elles sont insuffisamment analysées pour pouvoir être explicatives.

HARPER (1968) signale en un point de la côte du Texas d'importantes populations de Lucifer faxoni, et des apparitions de L. typus liées aux pénétrations d'eau océanique dans la zone néritique. LAGUARDA-FIGUERAS (1967)

signale Sagitta frederici dans une lagune. Nous n'avons pas trouvé d'indication concernant les Cladocères.

Citons enfin le travail de HERMAN et BEERS (1969) sur deux stations néritiques aux Bermudes, l'une en milieu relativement isolé du large, l'autre en région ouverte sur la mer des Sargasses. On signale des variations quantitatives de grande amplitude, dans lesquelles il est difficile de saisir une périodicité. La station la plus interne est la plus riche en plancton, et les Cladocères y dominent au printemps et en été.

En conclusion le milieu néritique tropical de l'Atlantique américain semble abriter un peuplement bien individualisé, nettement apparenté à ceux que nous avons observé le long des côtes de l'Indopacifique (aux vicariances d'espèces près). Mais la description de ce peuplement est encore trop sommaire, et ses liaisons avec les facteurs de l'environnement et les sources d'eutrophisation encore trop mal analysées, pour que la comparaison puisse être approfondie.

4-3-9 - Rive africaine de l'Atlantique. A la lecture des travaux consacrés à cette région, ce sont les phénomènes se produisant au large des côtes qui, tout comme sur la rive américaine du Pacifique, gouvernent l'écologie néritique. Toutefois on peut penser, à considérer le débit des fleuves se déversant le long de cette côte, et en particulier dans le golfe de Guinée, que l'influence terrigène est considérable ; mais cet aspect est encore très mal décrit.

Au large du Congo et du Gabon, les fluctuations planctoniques sont rattachées à deux phénomènes hydrologiques fondamentaux (BERRIT, 1958) :

- une pulsation nord-sud des eaux "guinéennes" (chaudes et dessalées, formées dans le golfe de Guinée et s'étendant vers le sud entre janvier et avril, c'est-à-dire pendant la saison des pluies), et "benguéléennes" (froides et salées, provenant d'une branche qui se détache du courant de Benguéla et longe la côte africaine vers le nord, l'extension maximale se situant de mai à septembre) ;
- un upwelling saisonnier, coincidant avec l'extension maximale des eaux benguéléennes et renforçant leur action de refroidissement du milieu.

Il s'y ajoute l'influence de l'eau tropicale superficielle (chaude et salée) du large, et celle de l'eau côtière dessalée et turbide, provenant de l'embouchure des fleuves, et pouvant recouvrir l'eau guinéenne en saison des pluies. A cette dernière époque, l'eau guinéenne se mélangeant à l'eau tropicale du large, il s'ensuit l'établissement d'un gradient côte-large accentué de conditions écologiques. En saison sèche, au contraire, le milieu est décrit comme très homogénéisé par l'influence des eaux froides. En réalité, la nature des eaux "benguéléennes" ne nous semble pas encore exactement élucidée : le courant portant au nord semble drainer une grande quantité d'éléments néritiques, ainsi qu'il apparaît à l'examen des larves de Poissons qu'il contient (BLACHE, com. pers.) ; de plus, l'observation de BINET (1968) selon laquelle les deux Cladocères Penilia avirostris et Evadne tergestina constituent près des côtes des populations considérables en fin de saison froide, semble contredire une influence exclusive des eaux d'upwelling : il s'y superpose certainement un phénomène littoral, qui a encore été

mal discerné. L'existence d'une eau spécifiquement néritique est encore attestée par la présence d'espèces néritiques-externes telles que Lucifer faxoni et Nyctiphanes capensis, cette dernière semblant remplacer l'espèce indo-pacifique Pseudeuphausia latifrons.

Au refroidissement du milieu correspond, sur le plan général, un enrichissement quantitatif du plancton et une diminution de la diversité spécifique. Les analyses faunistiques de BINET (1968), BINET et DESSIER (1971, 1972 a et b) permettent de définir parmi les Copépodes une dizaine de groupes d'espèces clairement reliés aux saisons et aux masses d'eau. A noter l'abondance de Calanoides carinatus, très nettement lié à la présence des eaux froides.

Le fond du Golfe de Guinée reçoit des apports d'eau douce extrêmement abondants, et l'eau du plateau continental est dominée par la dessalure de surface ; celle-ci est maximale en juin (maximum des pluies) près de la côte: 28,3°/oo, et s'étend jusqu'au delà du talus continental en octobre (LONGHURST, 1964). Certaines années, l'upwelling saisonnier parvient à faire remonter la thermocline jusque dans les couches superficielles en août et septembre. Le volume zooplanctonique augmente alors dans un rapport de 1 à
72 4 (BAINBRIDGE, 1964), en même temps qu'apparaissent des espèces mésopélagiques, Calanoides carinatus en particulier. La faune est typiquement néritique, avec une distinction entre la partie interne et la partie externe du plateau ; l'ensemble des groupes, y compris les plus côtiers (Cladocères...) augmente d'abondance à l'apparition de l'upwelling, ce qui pose - comme le long des côtes du Congo - un problème non résolu d'interaction entre le peuplement néritique et les eaux du large.

Plus à l'ouest, les apports fluviatiles sont moins importants et les phénomènes se produisant au large sont à nouveau prédominants, en particulier l'upwelling saisonnier (BERRIT, 1961, 1962 a et b). Au large du Ghana, BAINBRIDGE (1960a) retrouve Calanoides carinatus lié aux eaux froides (et signale l'absence de l'espèce à l'est de la Volta : on a vu précédemment que l'upwelling y était sporadique). MENSAH (1962, 1966) fait une étude plus exhaustive du zooplancton du plateau continental, suivi en 7 stations (dont 4 de part et d'autre de l'embouchure de la Volta) pendant près de trois ans. Il signale en août un maximum relié à l'upwelling et constitué d'espèces de taille assez grande, et un maximum secondaire en novembre, comprenant de très nombreux petits organismes (petits Copépodes, larves d'Invertébrés benthiques). Ce deuxième maximum pourrait être lié à des apports terrigènes, donc être plus spécifiquement néritique ; cependant les Cladocères et Lucifer faxoni n'y sont signalés qu'en petit nombre.

En Côte d'Ivoire, le cycle annuel du zooplancton néritique est décrit par SEGUIN (1970), IBANEZ et SEGUIN (1972), BINET (1970, 1972), BINET et al. (1972). Le phénomène océanographique essentiel est, ici encore, l'upwelling, qui apparaît entre janvier et mars dans la région du Cap des Palmes, et dont les eaux dérivent ensuite le long de la côte vers l'est. L'enrichissement planctonique est clairement lié au refroidissement du milieu ; BINET (1970) signale une corrélation très significative entre le volume zooplanctonique et la température de l'eau deux semaines plus tôt. Le plancton se développant au niveau des remontées d'eau est celui d'un écosystème juvénile ; il subit au cours de sa dérive vers l'est une maturation typique : augmentation puis

diminution de la biomasse animale, diversification spécifique. A l'opposé, les dessalures provenant des apports fluviatiles de saison chaude (eaux de la Côte d'Ivoire en juin, du Libéria en novembre) ont pour conséquence un appauvrissement du plancton.

SEGUIN signale, près de la côte, des populations de Cladocères (développement maximal coincidant avec la période d'upwelling) et de Lucifer faxoni. Il semble donc exister une communauté littorale, encore mal discernée.

Le phénomène littoral est au contraire l'élément prépondérant le long des côtes de Sierra-Léone (BAINBRIDGE, 1960 b). Les dessalures de surface sont considérables en saison des pluies (juillet à décembre : jusqu'à 15°/oo), et encore sensibles en saison sèche (33°/oo) ; elles induisent une stratification importante de la couche d'eau néritique, qui est le siège d'une circulation "estuaire" caractérisée.

Le phytoplancton atteint son développement maximum en janvier (début de la saison sèche). En juillet, l'arrivée des pluies provoque une diminution catastrophique des populations, qui ne reprennent leur croissance que lorsque le flux d'eau douce diminue, c'est-à-dire en octobre.

Les variations zooplanctoniques sont, elles aussi, très liées aux débits fluviatiles. On voit apparaître entre octobre et février, pendant le développement phytoplanctonique, de fortes densités d'organismes de type "néritique-interne" : les deux Cladocères, Temora turbinata, Sagitta frederici... De mars à septembre, le plancton s'appauvrit et se diversifie, réalisant le cycle classique de la communauté néritique. Il nous semble très vraisemblable qu'une étude plus poussée aboutirait à un schéma presque identique à celui de Nosy Be.

Au Sénégal, l'upwelling saisonnier est à nouveau le phénomène primordial. Il refoule vers le sud, de septembre à mai, les eaux guinéennes qui avaient envahi le milieu depuis juillet (BERRIT, 1952). L'influence proprement côtière est pratiquement inexistante en raison de l'aridité des territoires environnants.

La composition du zooplancton est indiquée par GAUDY et SEGUIN (1964), SEGUIN (1966), mais les renseignements fournis se limitent pratiquement à des listes d'espèces, plus ou moins caractéristiques des saisons.

4-4 - Conclusions. Cette revue du zooplancton des régions néritiques tropicales, tel qu'actuellement décrit, fait apparaître l'uniformité de la communauté de base, aux différences faunistiques près entre l'Indo-Pacifique et l'Atlantique.

Les régions étudiées semblent pouvoir se classer assez simplement, du point de vue de la dynamique des peuplements, suivant trois critères principaux, relatifs aux trois principales causes d'eutrophisation :

- présence ou absence de phénomènes fertilisants au large (upwellings) ;
- présence ou absence d'apports terrigènes importants ;
- importance relative de la fertilisation du milieu par des phénomènes tels que l'agitation du sédiment par le vent, ou l'homogénéisation périodique de la couche d'eau néritique.

Un phénomène d'eutrophisation, qu'il soit localisé dans l'espace

ou dans la saison, induit une poussée phytoplanctonique, immédiatement suivie par un développement de populations d'herbivores généralement de petite taille, à pouvoir de filtration élevé, et à grande vitesse de multiplication : Cladocères ; Copépodes et Appendiculaires de petite taille; Creseis; formes de développement holo ou méroplanctoniques ; Chaetognathes peu nombreux et de petite taille. Il s'agit d'un plancton écologiquement juvénile. Le peuplement évolue ensuite vers un état plus diversifié, comprenant des organismes à vitesse de croissance et de reproduction moins élevée, et plus équilibré trophiquement grâce à l'établissement de chaînes alimentaires réalisant une exploitation des populations herbivores (apparition de grands Chaetognathes, de Méduses, de Siphonophores etc...). Cette évolution réalise très précisément la succession écologique décrite par exemple par MARGALEF (1968).

La situation écologique rencontrée à Nosy Be apparaît dès lors plus précisément, et se trouve caractérisée par :

- l'absence de phénomène important au large ;
- une importance fondamentale des apports terrigènes dans l'eutrophisation du milieu néritique et du proche large en saison des pluies ;
- l'existence d'un phénomène secondaire de fertilisation de la couche d'eau néritique, en début de saison sèche, par homogénéisation de la couche d'eau remettant en circulation des matériaux nutritifs immobilisés près du fond en période de stratification.

Les apports fluviatiles, diffusant de la côte vers le large, suscitent l'établissement d'un gradient horizontal de conditions écologiques. Il s'ensuit une zonation biologique, dont le caractère dynamique peut être maintenant mieux compris par référence au phénomène de succession écologique. En effet le peuplement présente, près de la côte, des caractères juvéniles typiques : abondance du phytoplancton et du zooplancton phytophage ; diversité spécifique réduite ; grande vitesse de renouvellement de la biomasse ; enfin instabilité, qui s'atténue à partir du milieu de la saison humide grâce à une "exploitation" réalisée par la dérive de surface de la circulation estuaire.

A mesure que ce peuplement diffuse vers le large apparaît une certaine maturation de l'écosystème. Celle-ci peut être constatée en se déplaçant de la côte vers le large,car le phénomène est stationnaire (en d'autres régions, on ne pouvait constater cette maturation qu'en se déplaçant dans la saison). A l'intérieur d'une zone comprenant la partie externe des baies, et leur voisinage extérieur immédiat, on rencontre presque toute l'année un plancton très stable en dépit des fluctuations hydro-climatiques saisonnières. Nous avons signalé,à ce niveau de la zonation,l'abondance et surtout la constance relative des groupes carnivores : Méduses, Calycophores, Cténaires, Chaetognathes. Cette partie du peuplement nous apparaît constituer le stade climax de l'écosystème néritique-interne. Il contient, de plus, des éléments néritiques-externes caractéristiques : Pseudeuphausia latifrons, Lucifer penicillifer, L. chacei, Sagitta ferox et S. robusta. Les formes océaniques y sont rares. Il nous semble représenter le plancton néritique sous sa forme la plus typique et la plus équilibrée, et constitue probablement un stock de matière vivante bien stabilisé, quantitativement et qualitativement apte à soutenir une production secondaire considérable.

Au delà d'une ligne joignant, pour fixer les idées, Nosy Be à

l'archipel des Mitsio, se situe la "zone néritique-externe" proprement dite, à plancton beaucoup moins stable au long de l'année, sujet à des apports océaniques fréquents, et marqué par la prédominance d'un méroplancton reflétant la communauté benthique et ses rythmes biologiques. Nous l'avons étudiée de façon moins approfondie.

Cette zonation, que ne trouble aucun phénomène de fertilisation par les eaux du large, décrit, à notre avis, de façon parfaitement convaincante le phénomène néritique, en tant que résultat de l'interaction entre la mer et le continent.

Quatrième partie :

Etude statistique de la dispersion du zooplancton

1 - TERMINOLOGIE.

Nous adopterons dans ce chapitre, afin d'éviter les ambiguïtés, le vocabulaire suivant :

- "répartition" s'appliquera aux variations d'abondance réalisant dans l'espace ou dans le temps des images pouvant caractériser l'influence des facteurs ambiants ou la biologie des peuplements ;
- "dispersion" désignera la façon dont les organismes sont disséminés physiquement dans leur habitat ; les différents types de dispersion reflètent des lois différentes régissant le rapprochement ou l'éloignement mutuels des particules, ainsi que la dispersion - au sens usuel du terme - des valeurs caractérisant les facteurs ambiants ;
- "distribution" sera utilisé exclusivement au sens statistique du terme, à savoir : soit l'ensemble des couples constitués par les valeurs que peut prendre une variable aléatoire discrète, et la probabilité ou la fréquence de chacune d'elles (distributions discontinues) ; soit l'ensemble des couples constitués par l'infinité des intervalles de valeurs possibles d'une variable aléatoire continue, et leurs probabilités ou leurs fréquences (distributions continues). On décrit les distributions par des fonctions de répartition pour lesquelles nous renvoyons aux manuels.

Nous n'emploierons pas le terme "microdistribution".

Les répartitions écologiques sont décrites en termes de dispositions des éléments que l'on considère (par exemple des abondances, des valeurs de

production etc...) dans l'espace et dans le temps, ou "patterns" (*). Elles se traduisent souvent par des gradients d'abondance ou de fréquence. La dispersion d'une classe de particules est au contraire définie indépendamment de tout "pattern" observé. Enfin, nous pouvons considérer (voir paragraphe suivant) que le nombre d'organismes d'une catégorie donnée, ou toute autre grandeur biologique, dans un échantillon de milieu a un caractère aléatoire, c'est à dire qu'il est seulement possible d'en prévoir une distribution.

Il est essentiel de comprendre qu'une distribution n'existe que dans la mesure où un échantillonnage est réalisé ou tout au moins imaginé. Les paramètres définissant la distribution dépendent à la fois des caractères statistiques réels de la dispersion, et des caractères de l'échantillonnage (c'est à dire de la taille des échantillons, de la proximité des récoltes etc.) Cette double référence fait que pour une même loi de dispersion des particules dans le milieu, il y a autant de distributions que de façons d'échantillonner (en particulier, que de valeurs assignées aux tailles des échantillons). Si par exemple nous considérons, à l'intérieur d'un volume d'eau très grand par rapport à celui des échantillons, un ensemble de particules "dispersées au hasard" (ce qui signifie précisément que la probabilité de présence d'une particule en un point ne dépend pas de l'abondance des particules dans le voisinage), alors les distributions obéiront à la loi de Poisson, définie par l'égalité entre la moyenne et la variance (aux erreurs d'échantillonnage près). Cette loi unique définit une infinité de distributions de Poisson, chacune d'elles étant déterminée par la valeur de son paramètre ; cette dernière dépend à la fois de la densité de particules dans le milieu, et du volume d'eau filtré lors d'une prise d'échantillon - ce dernier facteur étant arbitraire.

Aussitôt qu'apparaissent des interactions entre particules, la probabilité de présence de l'une d'entre elles en un point est modifiée par la présence ou par l'abondance d'autres particules à proximité : la dispersion n'a plus lieu "au hasard", et les particules sont dites sur-dispersées si elles ont tendance à se rapprocher mutuellement, sous-dispersées si elles ont tendance à se repousser (que ces interactions soient actives ou passives ne change rien à la description statistique).Dans le premier cas, un échantillonnage au hasard donnera "plus souvent que par hasard" des valeurs élevées et des valeurs faibles, et la variance sera supérieure à ce qu'elle serait dans le cadre de la loi de Poisson c'est à dire supérieure à la moyenne ; dans le second cas, les valeurs constatées seront plus régulières que par hasard, et la variance sera inférieure à le moyenne. On cherchera une nouvelle relation entre les deux paramètres - définissant une famille de distributions autre que la famille des distributions de Poisson - susceptible de décrire la dispersion.

(*) Le mot anglo-saxon "pattern" (littéralement : patron, modèle) n'a pas d'équivalent exact en français au sens où il est employé dans le langage scientifique. Il évoque l'existence d'une forme émergeant de son environnement, d'une image discernable, d'une disposition dans l'espace ou d'une succession dans le temps, pouvant être reconnus et décrits.

2 - JUSTIFICATION DU MODELE PROBABILISTE EN ECOLOGIE.

L'importance de la microrépartition et des caractères de dispersion des organismes vivants dans leur milieu naturel a été mise en évidence dès les premières tentatives d'application de la Statistique à l'écologie "de terrain". On constate un phénomène très général de surdispersion, quelle que soit l'échelle d'observation. Dans le plancton, des "essaims" ont été décrits à l'échelle de la dizaine de kilomètres (CUSHING et TUNGATE, 1963) comme à celle du décimètre (CASSIE, 1959 ; DELLA CROCE, 1959, 1962). On se rend compte que la notion de sur-dispersion est relative à l'échelle d'observation (des essaims pouvant être constitués d'essaims plus petits, groupés en essaims plus grands...). Lorsqu'on essaie d'ajuster des modèles mathématiques, on s'aperçoit que les lois statistiques de dispersion ne sont pas les mêmes aux différentes échelles - ni, pour une même échelle d'observation, dans des circonstances différentes, de sorte que dans l'état actuel un traitement statistique ne peut se rapporter que spécifiquement à un ordre de grandeur du volume d'espace prospecté, à un ordre de grandeur du volume des échantillons, et à un type d'objets. Partant de cette constatation COLEBROOK (1969) conclut qu'aucun modèle mathématique ne pourra jamais embrasser le large éventail de tailles d'essaims planctoniques, et conteste alors l'approche statistique des phénomènes. Il n'est cependant pas absurde de penser qu'un modèle pourrait comprendre des "paramètres d'échelle" dont la valeur serait déterminée par les caractères de l'échantillonnage - toutefois aucun modèle n'a, à notre connaissance, encore été proposé.

Les conditions d'observation étant fixées, divers modèles statistiques sont capables de rendre compte des caractères de variabilité lors d'un échantillonnage au hasard ou régulier, dans une population présentant soit une surdispersion générale, soit une microrépartition discernable. Citons les distributions de Neyman et Thomas, binomiale-négative, log-normale etc. (voir par exemple ANSCOMBE, 1950). Cependant, une chose est de définir un modèle mathématique approchant <u>numériquement</u> la réalité observée ; une autre est d'émettre des hypothèses explicatives rendant compte des lois observées. Deux types de modèles mathématiques peuvent donc être distingués :

- Les uns sont empiriques et n'ont pour but que de décrire, au moyen d'une expression mathématique concise, une allure de distribution ou une loi de dispersion. Le forme analytique du modèle n'a de valeur qu'en tant que fournissant une approximation numérique des phénomènes constatés ou prévus. Dans cette optique, la transformation logarithmique, par exemple, ne reflétera aucune hypothèse sur la nature des phénomènes sous-jacents, et sera préférée à une expression polynomiale pour la seule raison qu'elle est plus facile à manipuler. On ne s'étonnera pas qu'une telle utilisation ne soit généralement justifiée que dans un intervalle limité de valeurs.

- Les autres dérivent d'hypothèses concernant les phénomènes sous-jacents, et desquelles on déduit une forme statistique du phénomène émergent ; on compare ensuite aux données d'observation, qui confirment ou infirment les hypothèses. Ces dernières étant explicatives, cette méthode paraît plus séduisante que la première. Mais elle offre un piège : on peut obtenir une même forme de distribution à partir d'hypothèses différentes sur les phéno-

mènes concrets. ANSCOMBE (loc. cit.)cite par exemple quatre façons d'obtenir théoriquement une distribution binomiale-négative. On ne peut donc prétendre déduire à coup sûr une réalité biologique de la constatation d'une forme de distribution constatée au niveau global : il y a une perte d'information du niveau sous-jacent vers le niveau émergent - qui n'est autre qu'une augmentation d'entropie, puisque des phénomènes distincts au niveau inférieur (cause) deviennent indiscernables au niveau supérieur car les effets sont identiques à ce niveau.

Celà n'empèche évidemment pas de rechercher des hypothèses explicatives, et d'en tester la compatibilité avec les distributions observées. Mais ces hypothèses resteront à confirmer au moyen d'un faisceau de preuves d'un autre ordre.

Quant à l'utilisation de la méthode à la manière d'une "expérience cruciale" pour décider entre plusieurs hypothèses biologiques, aboutissant théoriquement à des formes de distributions différentes, elle se heurte souvent à une autre difficulté : celle de distinguer expérimentalement entre des distributions d'expression analytiques différentes mais d'allures voisines si l'on ne dispose pas d'un nombre de degrés de liberté suffisant ; or ce nombre est souvent hors de proportion avec les possibilités concrètes d'observation. Nous verrons ci-après que diverses familles de distributions tendent, lorsque les moyennes deviennent petites, vers la loi de Poisson ; celà ne signifie pas que les dispersions deviennent concrètement des dispersions au hasard, mais qu'il faut pour déceler une sur- ou sous-dispersion un nombre de degrés de liberté (d'observations) d'autant plus grand que l'ordre de grandeur des effectifs par échantillon est plus faible.

Ultime difficulté : la complexité des calculs nécessaires à la déduction d'un modèle mathématique de distribution à partir d'hypothèses tant soit peu nombreuses.

Ces diverses raisons expliquent la pauvreté de la littérature en modèles mathématiques de distribution dont la forme analytique exprimerait des hypothèses explicatives et leur agencement en un phénomène global. Au contraire, de nombreux travaux (dont beaucoup concernent l'écologie) adoptent des distributions théoriques comme approximations numériques de distributions constatées dans la nature, dans le but de pouvoir décrire et traiter celles-ci. Une difficulté subsiste : celle, signalée par COLEBROOK (loc. cit.), tenant à ce qu'aucun modèle mathématique ne rend compte, encore aujourd'hui, de la variation des lois de dispersion en fonction de l'échelle d'observation. L'étude statistique exposée dans les pages qui suivent ouvre une perspective de modèle mathématique généralisé, mais quoiqu'il en soit nous ne suivons pas l'opinion de Colebrook, car pour incomplet que soit un modèle ne se rapportant qu'à une seule échelle, il permet de décrire un aspect de la réalité.

Deux attitudes se rencontrent ches les écologistes préoccupés par la dispersion des organismes planctoniques :

- A petite échelle spatio-temporelle, on peut décrire la dispersion en termes de microrépartition, à laquelle on tente de faire correspondre

les variations des facteurs externes ou internes déterminants. Dans cette optique CASSIE (1959, 1960) relie la microrépartition aux phénomènes de mélange des masses d'eau à la sortie d'un estuaire ; DELLA CROCE (1962) explique une stratification du plancton sur un mètre d'épaisseur par l'influence de la luminosité et des échanges eau-atmosphère.

- Quelle que soit l'échelle, des raisons pratiques interdisent le plus souvent d'établir la répartition exhaustive de laquelle on déduirait les lois du peuplement. C'est le cas lorsque le nombre de stations sur une surface donnée est trop faible. C'est également le cas lorsqu'on travaille à une échelle très petite, le nombre d'observations pouvant par ailleurs être très élevé, car à cette échelle les mouvements de l'eau pendant le temps nécessaire aux observations interfèrent avec les observations. La microrépartition existe cependant, différente à chaque instant ; il n'est possible que d'en connaître une image statistique, pouvant être stable alors même que la répartition ne l'est pas.

L'écologiste se trouve ici dans la situation, très habituelle dans l'étude scientifique des phénomènes naturels, où l'on pressent l'existence à une certaine échelle d'un phénomène global, émergeant de l'intégration d'un très grand nombre de "micro-phénomènes". La description exhaustive est impossible au niveau des micro-phénomènes, car l'observateur ne dispose que d'un échantillonnage fini et partiel : il pourra tout au plus connaître les valeurs possibles des variables et inférer des probabilités - en d'autres termes, connaître des distributions. Par contre, la description exhaustive du macro-phénomène est praticable. Cette situation, qui contient l'essence même du raisonnement statistique, a été remarquablement discutée par POINCARE (1909) ; nous n'aurons pas l'immodestie d'y revenir.

Au cours de la troisième partie de ce mémoire nous avons considéré des microrépartitions (étude de la baie d'Ambaro ; profils verticaux). L'étude qui va suivre se réfère par contre à la deuxième attitude, celle consistant à rechercher des invariants statistiques.

La connaissance en un point de tous les facteurs externes ou internes envisageables laisse subsister une indétermination sur l'état du plancton en ce point. Celà est dû au nombre et à la complexité des facteurs, que nous n'appréhendons pas tous, mais également à l'existence de facteurs inconnaissables car liés à l'ensemble du peuplement, à son histoire récente, à l'interaction de ses parties (il faudrait déjà connaître la totalité pour prévoir une donnée...). Dès lors, on va considérer une grandeur observée comme la somme de deux termes : l'un déterminé par les facteurs connus ; l'autre, appelé "résidu statistique", déterminé par les facteurs inconnus, voire inconnaissables, et dont on ne peut espérer prévoir qu'une distribution.

Le problème est évidemment d'estimer les ensembles de probabilités. Nous nous en approcherons de façon empirique, en cherchant à décrire les distributions de fréquences qui apparaissent lorsque, maintenant fixes dans la mesure du possible les paramètres connaissables, on réitère les observations. Dès ce stade il importe de fixer l'échelle d'observation, c'est à dire non seulement la taille des échantillons, mais aussi la distance entre ceux-ci, la précision sur la position, et le volume spatio-temporel couvert par l'échantillonnage.

Comme il est difficile en mer de prélever plusieurs échantillons au même instant, on admet généralement que pendant la durée d'une série de récoltes répétées les facteurs connaissables n'ont pas changé (ce qui n'est qu'approximativement réalisé : nouvelle source d'imprécision). Toutefois la connaissance précise des distributions résiduelles ne constitue pas une condition fondamentale. En effet, il s'agit généralement de comparer entre eux des états observés à quelque distance spatio-temporelle les uns des autres ; les variations enregistrées alors seront considérées comme significatives si elles sont d'un ordre de grandeur supérieur à celles obtenues en réitérant des prélèvements à l'intérieur d'un domaine d'espace-temps négligeable par rapport au domaine étudié. Ce sont la durée habituelle de l'occupation d'une station océanographique, et la dérive du navire pendant cette durée, qui [illegible]niront la "durée négligeable" et la "distance négligeable" au cours d'un programme de prélèvements se[illegible]rés. La distribution des résidus à l'intérieur du domaine petit bien que non nul décrira une <u>variabilité de base</u>, impossible à éliminer, à laquelle seront comparés au moyen des algorithmes statistiques les variations entre stations, afin de décider si ces variations peuvent être attribuées à la variabilité aléatoire ou au contraire dénotent la présence d'un "phénomène". Ces différents points semblent sans doute évidents à tous les biologistes "de terrain" ; il nous a paru néanmoins nécessaire de les rappeler afin de situer très précisément notre étude.

ANALYSE STATISTIQUE DE QUELQUES SERIES DE RECOLTES.

Nous reproduisons <u>in extenso</u> ci-dessous un article récemment publié (FRONTIER, 1973 a).

J. exp. mar. Biol. Ecol., 1973, Vol. 12, pp. 229–262; © North-Holland Publishing Company

ÉTUDE STATISTIQUE DE LA DISPERSION DU ZOOPLANCTON

SERGE FRONTIER

Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy Be, Madagascar, et Station zoologique de Villefranche-sur-Mer, France

Résumé: L'auteur étudie l'effet des transformations $\log^p(x+1)$, p variant, sur la liaison stochastique moyenne-variance. Si la stabilisation de la variance est obtenue par une telle transformation, la relation moyenne-variance dans les nombres non transformés est représentée, en échelle log-log, par une courbe dont la pente passe progressivement de la valeur 1 pour les petites moyennes, à la valeur 2 pour les plus grandes.

Plusieurs séries de récoltes en un même point ou suivant un quadrillage de stations aboutissent à la construction de nuages de points (m, s^2) assez bien axés par une des courbes théoriques établies, pour des valeurs de p comprises entre 1 et 2. La stabilité des variances et la normalité des distributions sont ainsi obtenues par une transformation variant entre log et $\log^2$.

Une loi '$\log^p$' réalise un passage progressif de la loi de Poisson pour les petits nombres, à la loi log-normale pour les grands. Localement, elle s'identifie à une loi de Taylor correspondant à une pente comprise entre 1 et 2. Lorsqu'on augmente l'hétérogénéité des conditions d'échantillonnage (c'est à dire concrètement, lorsqu'on augmente la taille du domaine d'espace-temps à l'intérieur duquel on effectue un échantillonnage au hasard, afin de déterminer une variabilité 'résiduelle' par rapport aux prénomènes agissant à plus grande échelle), p tend vers 1, c'est à dire que les distributions tendent vers la log-normalité.

La composition d'une loi de Poisson, vérifiée en un point, par une distribution log-normale de son paramètre dans un domaine spatio-temporel plus grand, aboutit à une distribution proche d'une distribution binomiale négative dont le paramètre K est égal à l'inverse de la variance des logarithmes népériens de la variable initiale. Le modèle ne convient pas: la justification des lois statistiques observées est sans doute plus complexe. Leur dépendance vis à vis de l'échelle spatiale d'observation suggère qu'une partie des phénomènes déterminants est liée à la turbulence hydrodynamique.

Abstract: The author examines the effect of the '$\log^p$' transformation (where p varies) on the stochastic dependence between the mean and variance. If the stabilization of variance is obtained with such a transformation, then the relation variance-mean, in the non-transformed numbers, is represented in the log-log scale by a curve, the slope of which run progessively from 1 for the small values of the mean, to 2 for large ones.

Many series of replicated samples give scatter diagrams of points (m, s^2) which are approximated quite well by one of the theoretical curves, for p equal 1 to 2. The stability of variance and the normality are then obtained by the mean of a transformation between 'log and '$\log^2$'.

A '$\log^p$' distribution makes a transition between a Poisson distribution for the small numbers, and lognormal for the large ones, and is locally identical to a Taylor's law, with parameters between 1 and 2. Increasing heterogeneity of the sampling conditions, p tends towards 1, *i.e.*, the distribution tends towards a lognormal one.

Composing a Poisson distribution, with a lognormal distribution of its parameter, we obtain a near negative-binomial distribiution, the parameter K of which is equal to the inverse of the variance of the Naperian logarithm of the initial values. The model does not fit: the explanation of the observed regularities is probably more complex. The dependence upon the spatial scale suggests that a part of the phenomenon is linked to hydrodynamic turbulence.

On sait que le traitement statistique des dénombrements d'organismes dans les part échantillonnages du milieu naturel se heurte à la non-réalisation des hypothèses de

l'analyse de la variance. En particulier, les distributions de fréquences sont tres éloignées de la normalité, et les variances très loin d'être stables. Quelques tentatives ont été faites ces vingt dernières années pour définir des distributions théoriques susceptibles de rendre compte des lois statistiques observées, et déterminer en conséquence les transformations non linéaires à appliquer aux données afin de les normaliser et de stabiliser les variances. Il ne semble pas que ces travaux aient abouti à une solution générale: les régularités mises en évidence varient en effet, dans une certaine mesure, suivant les circonstances.

L'étude qui suit, très empirique et très limitée, n'aboutit pas à la constitution d'un modèle 'explicatif'. Elle permet cependant de préciser l'énoncé du problème, en mettant en évidence l'intervention de deux facteurs à signification épistémologique. Le premier est l'influence de 'l'acte d'échantillonnage', qui se superpose à celui de la dispersion réelle des organismes dans le milieu: les ensembles numériques obtenus par l'expérimentateur sont biaisés, d'une façon impossible à éviter, par rapport à la situation 'avant observation'. Le second est l'influence de l'échelle d'observation sur les régularités statistiques observées.

Nous résumerons d'abord les connaissances actuelles, et tenterons de construire un modèle mathématique empirique adaptable à un grand nombre de situations observées. Puis nous examinerons les résultats de quelques expériences d'échantillonnages répétés et essaierons d'en tirer le maximum d'information.

3 – 1 – Étude Empirique de la Surdispersion

L'approche la plus classique consiste à comparer les résultats d'observation avec ceux qu'implique l'hypothèse la plus simple: la dispersion 'au hasard' des organismes vivants dans la phase aqueuse. Plus précisément, on suppose que la probabilité de présence d'un individu dans un petit volume est indépendante de l'abondance à proximité. Le volume d'eau filtré lors d'une récolte planctonique étant toujours très petit par rapport à celui de la masse d'eau dont il est supposé représentatif, les ensembles numériques obtenus par échantillonnage répété doivent alors satisfaire à la loi de Poisson ($\sigma^2 = \mu$). On constate en effet que cette loi est très généralement réalisée pour les petits effectifs. Lorsque l'abondance moyenne par échantillon croît, la variance devient supérieure à la moyenne: il apparaît une surdispersion ($\sigma^2 > \mu$). Citons, par exemple, Margalef (1969) pour le phytoplancton, Barnes & Marshall (1951) and Wiebe (1970) pour le zooplancton. On caractérise souvent la surdispersion par le rapport s^2/m (rapport de la variance estimée à la moyenne estimée), dit coefficient de surdispersion de Fisher (Fisher, 1954). Ce coefficient peut etre testé à un risque que l'on se fixe: en effet la quantité $(n-1)\ s^2/m$, où n est le nombre de données, est approximativement distribuée comme un χ^2 à $(n-1)$ dimensions si l'hypothèse de la loi de Poisson est juste. On peut ainsi conclure qu'un coefficient de surdispersion n'est pas significativement différent de 1 – ce qui n'établit pas que les organismes sont répartis au hasard, mais seulement que la surdispersion est trop

faible pour etre affirmée, compte tenu du nombre de degrés de liberté. C'est ce qui a souvent lieu dans le cas des petits effectifs. La surdispersion par contre apparaît généralement quand les effectifs par échantillon augmentent, que ce soit parce que l'on considère une espèce plus abondante, ou que l'on réalise des échantillons de plus grande taille. Le coefficient de surdispersion croît avec la moyenne par échantillon donc ne peut servir à caractériser une espèce dans des conditions biologiques données, comme l'avaient laissé espérer les premiers travaux sur cette question (voir par exemple Comita & Comita, 1957).

Dans un deuxième stade de l'analyse, on constate qu'une grande partie de l'instabilité de la variance provient d'une liaison stochastique entre la moyenne et la variance. Il est d'une grande utilité de pouvoir déterminer une forme analytique, au moins approchée, de cette liaison, car il devient alors possible de déterminer mathématiquement la transformation non linéaire qu'il convient d'appliquer aux données pour normaliser les distributions et stabiliser la variance. On établit en effet (voir par exemple Kendall & Stuart, Vol. 1, p. 232 et Vol. 3, p. 88) que si une famille de distributions se caractérise par une relation moyenne-variance de la forme, $\sigma^2 = f(\mu)$ la transformation rendant la variance indépendante de la moyenne est,

$$g(x) = \int_{\cdot}^{x} \frac{dt}{\sqrt{f(t)}} \qquad (1)$$

(la borne inférieure de l'intégrale est arbitraire puisque l'addition d'une constante ne change pas la variance).

La relation moyenne-variance peut être approchée expérimentalement par le moyen de séries d'épreuves courtes et nombreuses, chaque série réalisant les conditions d'homogénéité les meilleures possibles. Dans le cas de l'échantillonnage planctonique, on effectuera des séries de récoltes successives dans un volume marin, et pendant une durée, petits par rapport aux échelles d'espace et de temps utilisées dans la description des phénomènes écologiques. Les conditions matérielles imposent une limite évidente à la réduction du domaine spatio-temporel et l'on doit considérer que la variabilité observée pendant la durée nécessaire à l'exécution d'une série de récoltes, et sur la distance correspondant à la dérive du bateau pendant cette durée, définit une variabilité 'de base' ou 'locale' au dessous de laquelle il est impossible de descendre. Lors de l'étude d'un facteur écologique, on comparera cette variabilité à celle obtenue dans des conditions plus hétérogènes d'échantillonnage, c'est à dire dans un domaine d'espace ou de temps de dimensions suffisantes pour que le phénomène puisse se manifester.

L'étude empirique de la liaison moyenne-variance dans des séries de dénombrements d'organismes a été réalisée un grand nombre de fois dans l'étude des biotopes marins et terrestres. Elle aboutit à une loi désormais classique dite loi de Taylor (Taylor, 1961): les points (m, s^2) se disposent, sur un graphique log log, en un nuage rectiligne révélateur d'une liaison stochastique de la forme,

$$\log \sigma^2 = A + b \log \mu$$

ou,

$$\sigma^2 = a\mu^b$$

(a et b étant à déterminer dans chaque circonstance). On en déduit la transformation stabilisant la variance:

$$g(x) = 1/a \int^x t^{-b/2} \, dt$$

Si $b \neq 2$:

$$g(x) = \frac{1/a}{1 - b/2} \cdot x^{1-b/2}$$

à une constante additive près, que l'on peut ignorer pour les raisons évoquées ci-dessus. D'autre part le facteur multiplicatif n'altère pas l'indépendance moyenne-variance puisque $m(kx) = km(x)$ et $s^2(kx) = k^2 s^2(x)$: on peut donc l'ignorer également. On retiendra:

$$g(x) = x^{1-b/2}$$

Si $b = 1$ (loi de Poisson), on trouve $g(x) = \sqrt{x}$, résultat classique. Si $b = 2$ on a,

$$g(x) = \int^x \frac{dt}{t} = \log x \text{ (logarithme népérien).}$$

Mais puisqu'un changement de base de logarithmes est une opération linéaire, n'affectant pas l'indépendance moyenne-variance, on retiendra la transformation logarithmique dans une base quelconque. Ce résultat est, lui aussi, classique.

Les valeurs de b communément rencontrées se situent entre 1 et 3. Pour $b = 3$ on effectuera la transformation $1/\sqrt{x}$. On constate qu'une fois obtenue l'indépendance, les distributions sont approximativement gaussiennes.

3-2-Loi de Taylor Généralisée

La loi de Taylor peut-elle recevoir une explication biologique? Cassie (1962, 1963) remarque que les réponses des variables biologiques aux petites variations des facteurs ambiants sont souvent de type exponentiel. Dès lors, si ces derniers ont des distributions normales à variances stables, il en sera de même des logarithmes des variables biologiques.

Le raisonnement rend compte des cas où $b = 2$. Une pente $b = 1$ traduit une loi de Poisson (surdispersion non décelable: seule intervient la variation liée à l'échantillonnage). Une pente comprise entre 1 et 2 décrit une situation intermédiaire entre la loi log-normale et la loi de Poisson. Il s'agit peut-être d'un équilibre dynamique entre

des processus biologiques très généraux, tendant à induire des distributions log-normales, et une homogénéisation du milieu liée à la diffusion et aux mouvements turbulents. De nombreuses séries d'observations, dont quelques unes seront présentées dans ce qui suit, aboutissent à un nuage de points (m, s^2) de pente passant progressivement, dans une même série de récoltes, de la valeur 1 pour les petits effectifs, à la valeur 2 pour les plus grands.

Il est toujours possible, pour les applications pratiques, de diviser l'intervalle de variation de la moyenne en intervalles plus petits à l'intérieur desquels la disposition des points peut être rapportée à une loi de Taylor. Toutefois, il serait commode de disposer d'une forme mathématique unique susceptible de rendre compte de la variation du coefficient b de la loi de Taylor en fonction de l'ordre de grandeur des effectifs par échantillon. On peut par exemple chercher une relation $b = b(\mu)$ d'où l'on déduirait la forme de la loi de Taylor généralisée;

$$\sigma^2 = a\mu^{b(\mu)}$$

Cette forme risque malheureusement d'être complexe. Nous avons suivi la voie inverse, consistant à rechercher empiriquement une transformation stabilisant la variance et à en déduire la relation moyenne-variance dans les données non transformées.

Nous avons ainsi, dans des travaux antérieurs, été amené à pondérer la transformation logarithmique usuelle, qui sur-corrige, par une élévation au carré (Frontier, 1969). Il a paru intéressant d'étudier plus généralement l'effet des transformations $(\log x)^p$, ou plus précisément $(\log (x+1))^p$ afin de pouvoir utiliser les effectifs nuls en leur assignant une valeur transformée égale à 0.

Cherchons quelle doit être la relation moyenne-variance dans l'ensemble des effectifs non transformés, pour que la stabilisation de la variance soit obtenue par transformation $(\log (x+1))^p$, que nous noterons désormais $\log^p(x+1)$ et plus simplement $\log^p$.

L'équation (1) ci-dessus équivaut à

$$f(x) = \frac{1}{(g'(x))^2}$$

la relation moyenne-variance est donc de la forme

$$\sigma^2 = \frac{1}{(g'(\mu))^2} \qquad (2)$$

Si donc la transformation rendant la variance indépendante de la moyenne est

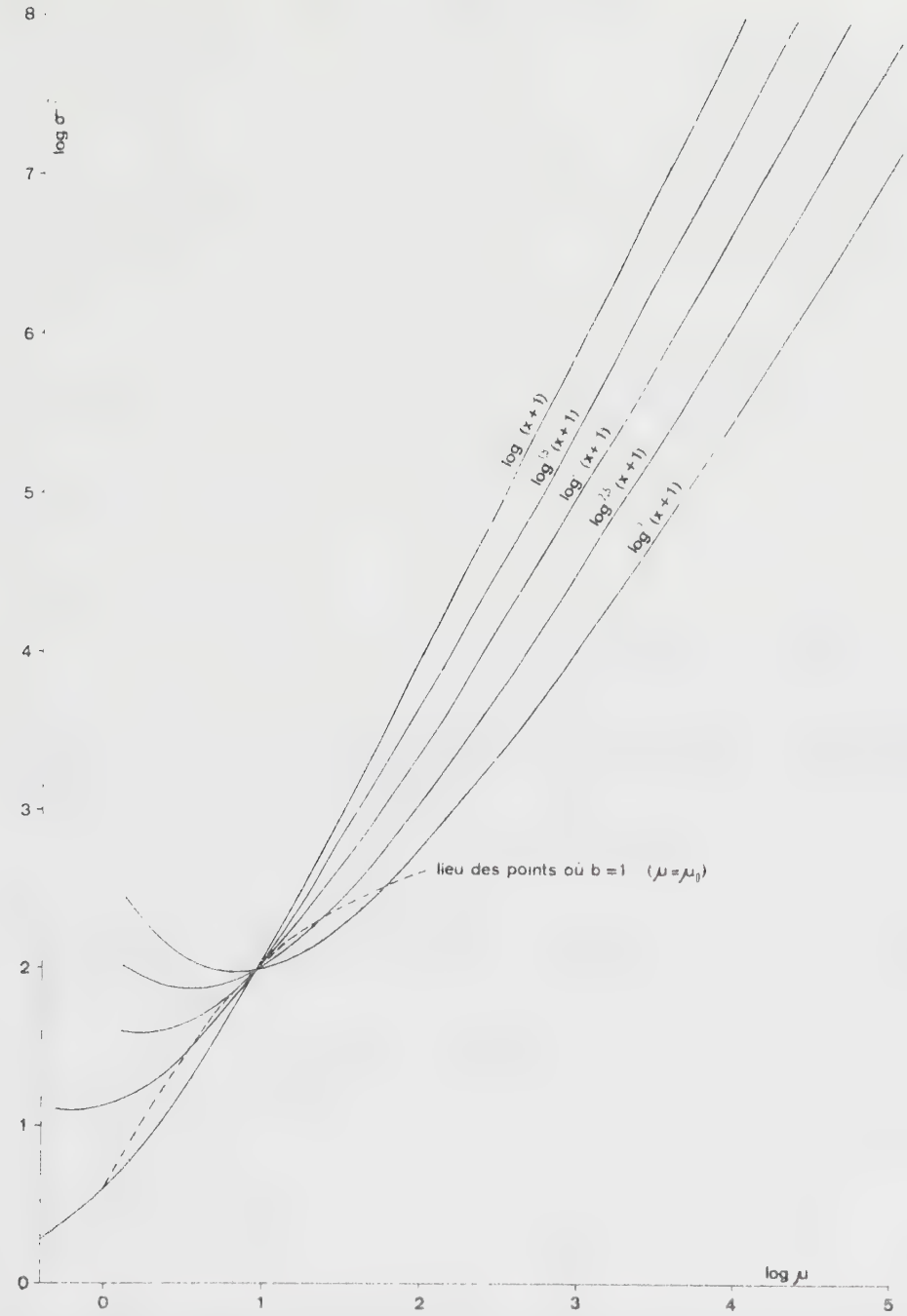


Fig. 1. Relation théorique moyenne-variance pour des familles de distributions telle que la variance est stabilisée par une transformation $\log^p(x+1)$. On a pris $p = 1, 3/2, 2, 5/2$ et 3. Ces courbes sont définies à une translation verticale près.

$$g(x) = \log^p(x+1)$$

$$g'(x) = \frac{p \log^{p-1}(x+1)}{x+1}$$

si l'on est en logarithmes népériens, et dans une autre base:

$$g'(x) = \frac{p \log^{p-1}(x+1)}{x+1} \cdot K$$

($K = 0{,}4343$ pour les logarithmes de base 10). La relation cherchée est donc

$$\sigma^2 = \left[\frac{\mu+1}{p \log^{p-1}(\mu+1)}\right]^2 \cdot \frac{1}{K^2}$$

ou sous forme logarithmique:

$$\log \sigma^2 = 2[\log(\mu+1) - (p-1) \log \cdot \log(\mu+1)] - 2(\log K + \log p)$$

Le second terme du deuxième membre est constant et traduit, dans le graphique log–log, une translation verticale n'affectant pas la pente de la courbe pour une valeur donnée de μ. On peut donc l'ignorer, et l'on retiendra:

$$\log \sigma^2 = 2[\log(\mu+1) - (p-1) \log \log(\mu+1)] \qquad (3)$$

Cette fonction est représentée graphiquement à la figure 1 pour des valeurs de p égales à 1, 3/2, 2, 5/2 et 3. La pente de la courbe en un point d'abscisse $\log \mu$ est donnée par

$$b(\mu) = \frac{d(\log \sigma^2)}{d(\log \mu)} = \frac{d(\log \sigma^2)}{d(\log(\mu+1))} \cdot \frac{d(\log(\mu+1))}{d(\log \mu)}$$

$$= \frac{\mu+1}{\sigma^2} \cdot \frac{d(\sigma^2)}{d\mu} \cdot \frac{\mu}{\mu+1}$$

$$= 2\left[1 - \frac{0{,}4343(p-1)}{\log(\mu+1)}\right] \cdot \frac{\mu}{\mu+1} \qquad (4)$$

(en logarithmes décimaux). C'est la fonction suggérée plus haut pour généraliser la loi de Taylor. Elle n'est pas simple, et nous avons préféré la déduire d'une loi de transformation simple donnée *a priori*.

Les variations de la pente $b(\mu)$ sont représentées graphiquement à la Figure 2, pour diverses valeurs de p. La pente se trouve égale à 1 pour une certaine valeur μ_0, variant sur les exemples données de 1 pour $p = 1$, à 57 pour $p = 3$. Au voisinage de ces faibles valeurs l'effet de la transformation $\log^p$ se superpse à celui de la transformation racine carrée; μ croissant, la pente augmente, tendant asymptotiquement vers 2 d'autant plus lentement que p est grand. En d'autres termes l'effet de la transformation $\log^p$ tend lorsque la moyenne augmente vers celui de la transformation log, d'autant plus lentement à mesure que p croît.

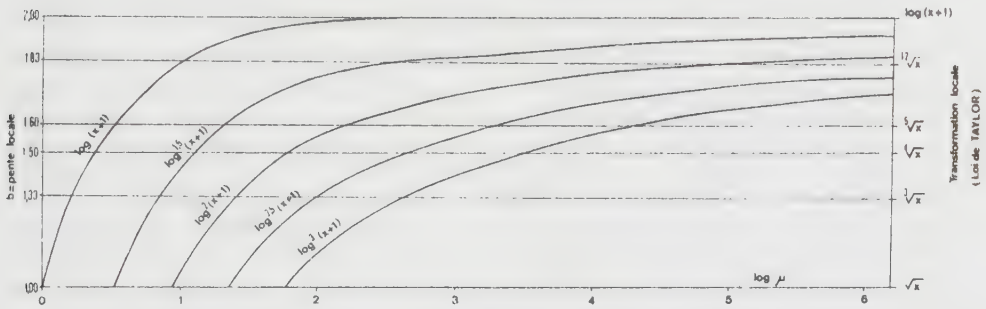


Fig. 2. Variations de la pente des courbes de la figure précédente, en fonction de la moyenne μ.

Pour les valeurs de μ inférieures à μ_0 la pente de la courbe $\sigma^2 = f(\mu)$ devient inférieure à 1; la fonction passe en fait par un minimum, puis tend vers $+\infty$ quand μ tend vers 0. Le modèle ne convient plus, ce qui illustre sa valeur d'approximation numérique, valable seulement dans un certain intervalle de variation. On admettra que pour les valeurs de μ inférieures ou égales à μ_0 la loi de Poisson est toujours réalisée: on prolongera donc la courbe à gauche de μ_0 par la tangente en μ_0 de pente 1. Rappelons que les courbes $\sigma^2 = f(\mu)$ ont été définies à une translation verticale près; il faudra donc caler en hauteur chacune d'elles de façon à ce que sa tangente de pente 1 coïncide avec la première diagonale, qui caractérise la loi de Poisson. On obtient un faisceau de courbes tangentes à la première diagonale, confondues avec elle à gauche du point de contact, et s'en écartant à droite d'autant plus lentement que p est grand (Fig. 3). La limite est à gauche la courbe correspondant à la transformation $\log(x+1)$ (convergence uniforme), et à droite la première diagonale (convergence simple).

La valeur de p sera déterminée empiriquement en choisissant une courbe du faisceau axant au mieux le nuage des points observés [1]. Nous appliquerons la méthode, à titre d'illustration, à trois séries de récoltes.

[1] On pourrait également penser à effectuer sur les données une transformation logarithmique simple, puis à observer sur le nouveau graphique ($\log m$, $\log s^2$) la pente du nuage; si b est cette pente on appliquera la transformation $x^{1-b/2}$ aux données transformées, donc la transformation $\log^{1-b/2}$ aux données initiales. Cette méthode est toutefois incertaine: les variances des quantités $\log x$ sont en effet plus dispersées que les moyennes, et il est difficile d'assigner au nuage de points une pente précise (*cf.* Fig. 5).

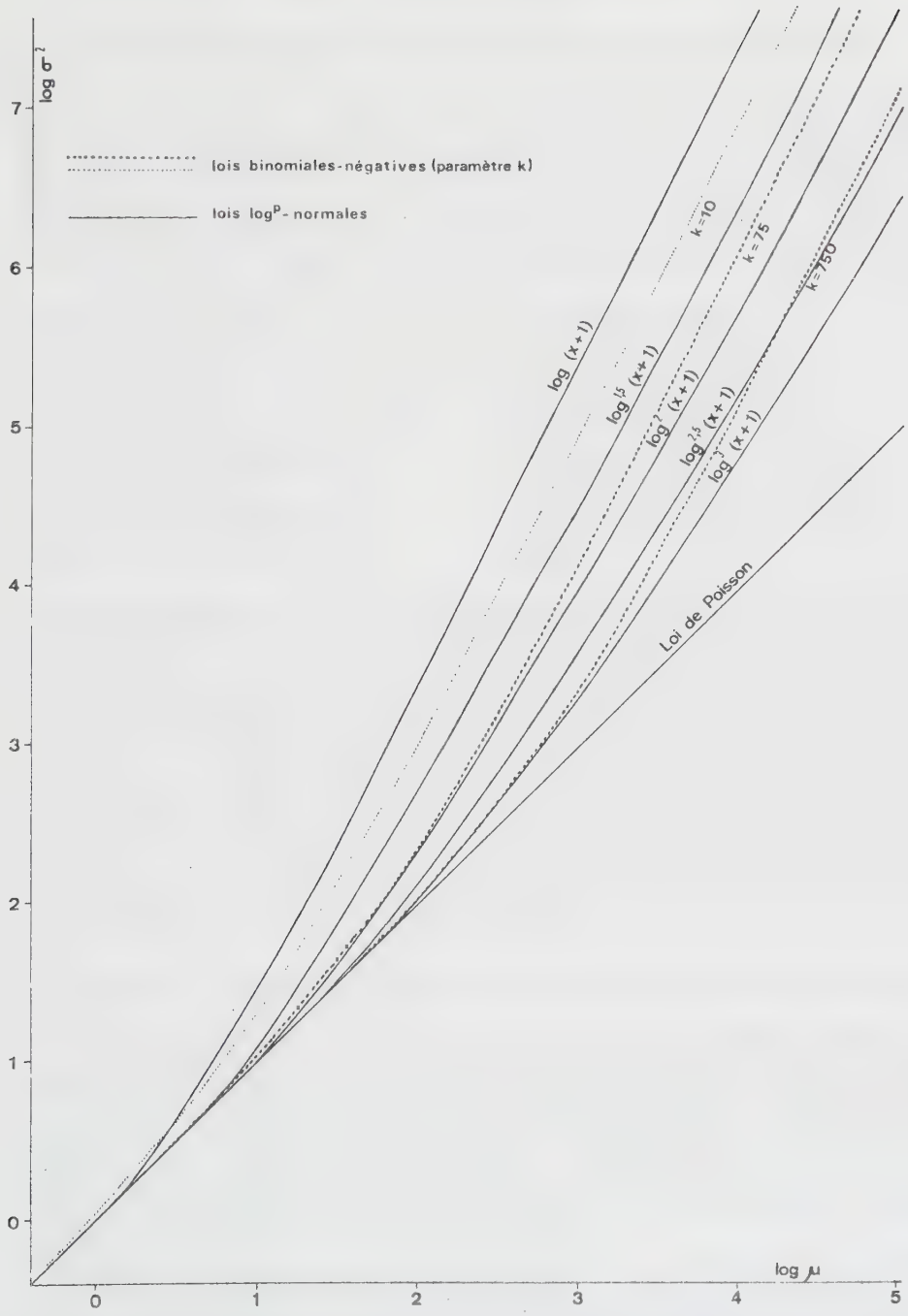


Fig. 3. Familles de distributions utilisées dans cet article. Le faisceau de courbes, $\log^p$, est obtenu à partir des branches supérieures des courbes de la Fig. 1, déplacées verticalement de façon à ce qu'elles soient tangentes à la première diagonale, et confondues avec cette tangente à gauche du point de contact

3-3 - Étude d'une Série de 32 Récoltes Successives en un Même Point

Le 16 octobre 1968, à Nosy Be 32 traits successifs de 2 min ont été réalisés avec un filet horizontal fermant, sur un trajet de 120 m repéré par des bouées. Compte tenu du temps de manipulations entre deux récoltes, l'opération complète a duré 5 h (08.30 à 13.30) pendant lesquelles le peuplement est resté faunistiquement homogène. Les comptages, effectués sur un quart aliquote de chaque récolte (fractionnement à la poire: Frontier, 1972), ont porté sur les 16 catégories zoologiques suivante

Sagitta enflata Grassi
Acartia amboinensis Carl
Lucifer spp. protozoés
Lucifer spp. mysis
Lucifer spp. jeunes postlarves
Lucifer spp. adultes
Pseudeuphausia latifrons Sars
Evadne tergestina Claus
Penilia avirostris Dana
Zoés de Décapodes Brachyoures
Atlanta gaudichaudi Souleyet
Creseis acicula Rang véligères
Creseis acicula jeunes et adultes
Creseis chierchiae Boas véligères
Creseis chierchiae jeunes et adultes
Dolioles

Puisqu'il s'agit d'observer les variations de la variance en fonction de la moyenne, il est légitime de se demander si les differentes façons de faire varier la moyenne sont équivalentes. Trouve-t-on la même relation si l'on fait varier l'espèce pour une même série de récoltes, ou pour une même espèce les conditions (spatio-temporelles ou techniques) d'échantillonnage? La première méthode est évidemment la plus économique, puisque la corrélation peut être décelée à l'aide d'une seule série de récoltes; dans la seconde option, on est obligé de disposer de plusieurs séries de prélèvements, effectuées dans des conditions suffisamment variées pour que les variations d'ordre de grandeur des effectifs de l'espèce soient appréciables. Dans un premier temps, nous associerons les deux méthodes.

3-3-1- Corrélation moyenne-variance pour des groupes de 4 récoltes successives

Au cours de l'exécution de la série de prélèvements, les conditions ambiantes ont quelque peu varié. Afin de rétablir une homogénéité des conditions d'échantillonnage, nous avons subdivisé les 32 récoltes en 8 groupes de 4 récoltes successives. Chaque groupe correspond à un intervalle de temps de 40 min et fournit 16 points (m, s^2) relatifs aux 16 catégories zoologiques. Dans 10 cas l'effectif était nul pour les 4 récoltes, et il n'a pas été tenu compte de la donnée. On obtient au total 118 points, représentés sur la Fig. 4.

Pour les petites valeurs, les points sont groupés au voisinage de la droite définissant la loi de Poisson [1], puis le nuage s'en écarte rapidement. La superposition

[1] La loi de Poisson ne correspond pas, sur le graphique, à la première diagonale mais à la droite $y = x + 0{,}60$. En effet, les comptages ayant été effectués sur des quarts de récolte et ramenés aux récoltes totales, les moyennes sont multipliées par 4 et les variances par 16, d'où $\sigma^2 = 4\mu$.

DISPERSION DU ZOOPLANCTON

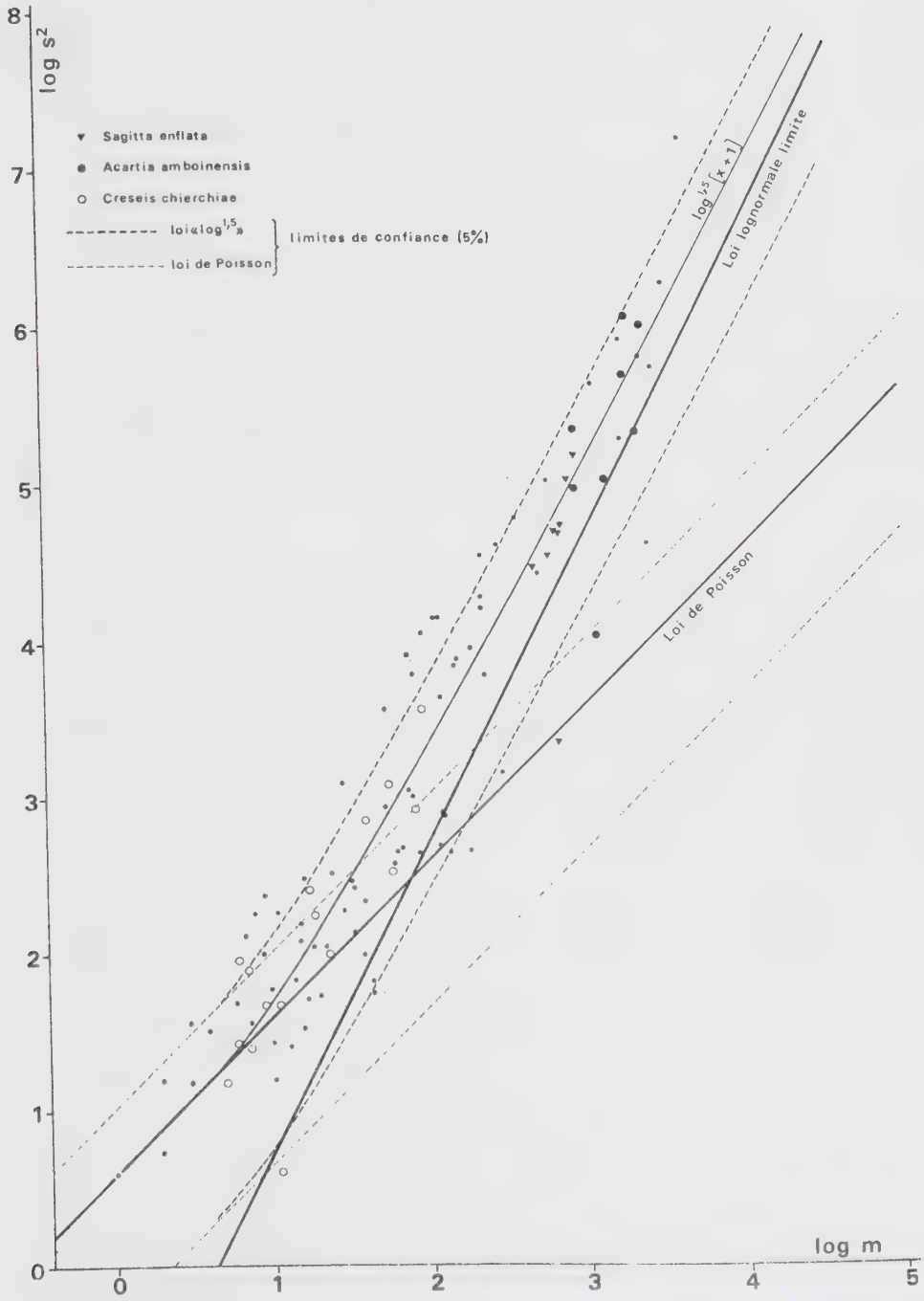


Fig. 4. Points (moyenne, variance) pour la série de 32 récoltes station 10. Paramètres calculés par groupes de 4 récoltes consécutives, sur les effectifs non transformés.

du nuage avec le faisceau de courbes de la Fig. 3, après déplacement vertical faisant coïncider les droites correspondant à la loi de Poisson, conduit à choisir pour stabiliser la variance la transformation $\log^{3/2}$ pour les valeurs supérieures à $\mu = 4$, et à gauche de cette valeur une transformation proportionnelle à $\sqrt{x}$ (précisément 0,29 $\sqrt{x}$ afin qu'il y ait continuité entre les deux lois).

On constate une forte dispersion de s^2 pour toute valeur donnée de m, ce qui n'a rien de surprenant étant donné le petit nombre de degrés de liberté pour l'estimation de chaque variance. D'autre part les écarts inférieurs semblent souvent plus importants que les écarts supérieurs. Celà tient à la nature des variables aléatoires m et s^2, qui n'ont pas des distributions indépendantes puisqu'elles sont calculées à partir des mêmes ensembles numériques: l'intervalle de confiance de la loi présumée est alors dissymétrique. En effet, si l'on admet une relation théorique $\sigma^2 = f(\mu)$, et si m et s^2 sont estimées à partir de n observations, alors la quantité $(n-1)s^2/f(m)$ est approximativement distribuée comme χ^2_{n-1} (généralisation du calcul de Fisher, 1954). Dans notre exemple n = 4 d'où, au risque 5 %:

$$3\, s^2/f(m) = \chi^2_3 \in (0{,}352;\ 7{,}815)$$

d'où,

$$\log s^2 - \log f(m) \in (-0{,}93;\ +0{,}42)$$

(l'intervalle serait moins dissymétrique pour des valeurs plus grandes de n). Les limites de confiance de la loi de Poisson et de la loi $\log^{1,5}$ sont représentées sur la Fig. 3 (trait interrompu). On constate, en fait, que les points situés en dehors du domaine de confiance ainsi défini sont au nombre de 26, soit 22 % du total, au lieu des 5 % escomptés. D'autre part les valeurs de s^2 'trop grandes' sont plus nombreuses que les valeurs 'trop petites'. Cela tient sans doute au caractère approximatif de la loi, et surtout au fait que la liaison moyenne-variance ne rend pas compte à elle seule de la variabilité du deuxième paramètre. Le sous-échantillonnage ajoute d'ailleurs une composante supplémentaire, qui n'a pas été introduite dans le modèle. Ce dernier peut néanmoins être utilisé comme une première approximation. On vérifie aisément la stabilisation de la variance obtenue par transformation: la Fig. 5 représente les diagrammes moyenne-variance après transformation, a) log, b) $\log^{3/2}$, et, c) $\log^2$. Afin d'alléger la figure, nous y avons porté seulement les points correspondant aux trois espèces déjà repérées sur la Fig. 4. Nous avons tracé en procédant par identification des points situés de part et d'autre de l'axe et des limites de confiance de la Fig. 4, ce que deviennent ces lignes après la transformation. On obtient des courbes (trait plein pour l'axe, trait interrompu pour les limites de confiance) dont l'aspect irrégulier tient au fait qu'elles sont elles-mêmes des élément aléatoires, non déterminables exactement. Cette indétermination sur l'axe et les limites de confiance n'empêche pas de constater l'existence d'une corrélation négative entre moyenne et variance après transformation log (la transformation logarithmique surcorrige la liaison stochastique, ainsi que nous l'avons signalé précédemment), positive après transformation $\log^2$. Les coefficients de corrélation ont été calculés

DISPERSION DU ZOOPLANCTON

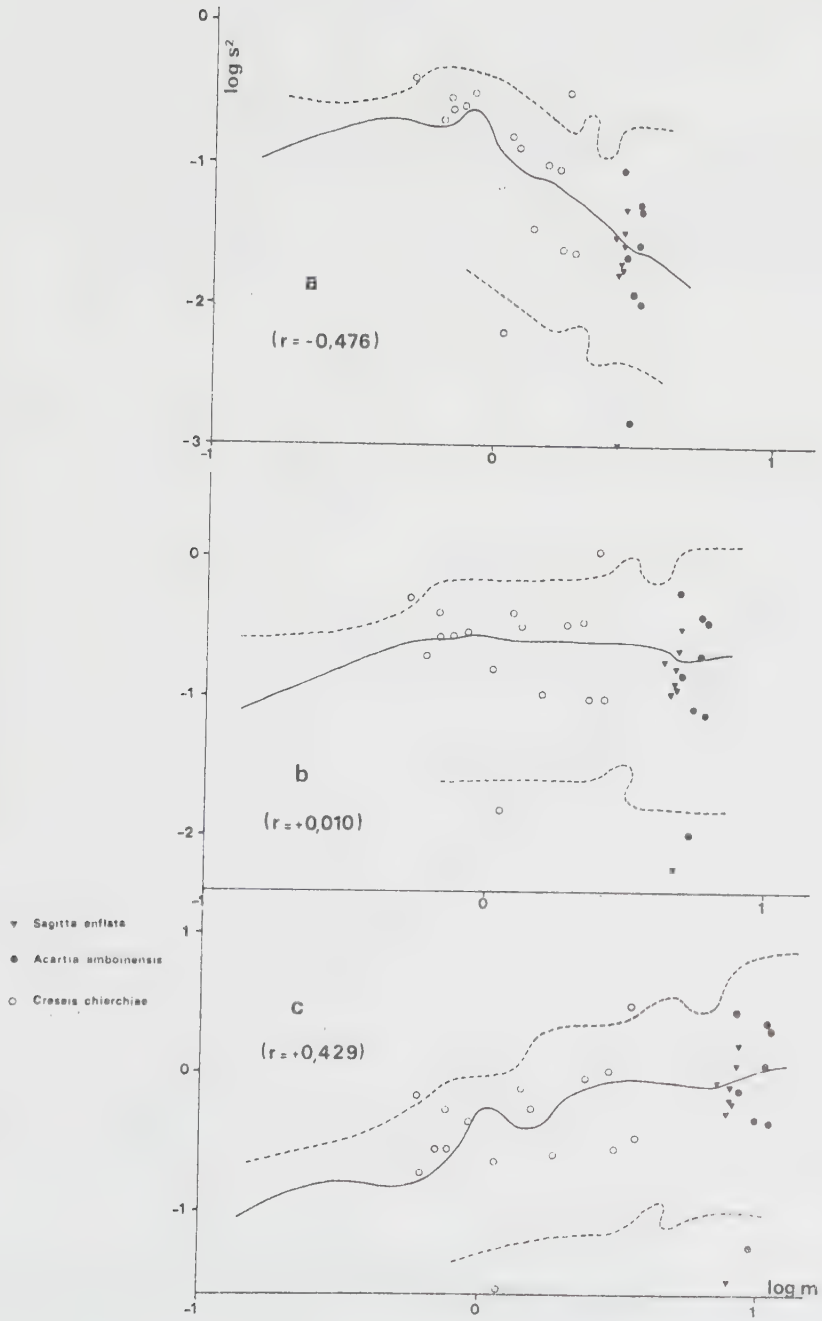


Fig. 5. Points (moyenne, variance) pour la série de 32 récoltes à la station 10. Paramètres calculés par groupes de 4 récoltes consécutives, après transformation; a, log; b, $\log^{3/2}$; c, $\log^2$ sur les effectifs.

à titre d'indices de liaison — sans préjuger de leur significativité —: on trouve $r = -0.476$ après transformation log, $r = +0.429$ après transformation $\log^2$. Seule la transformation $\log^{3/2}$ semble fournir l'indépendance cherchée avec $r = +0.010$

Si nous appliquons le test d'homogénéité des variances (Bartlett, 1937) aux 118 estimations effectuées après transformation $\log^{3/2}$, chacune d'elles avec 3 degrés de liberté, nous trouvons, $\chi^2_{(1)} = 252.15$ alors que le maximum admissible au risque 1 % est égal à 173.35. La variance, rendue indépendante de la moyenne, n'a pas pour autant été rigoureusement stabilisée: il reste la composante de sa variabilité due à

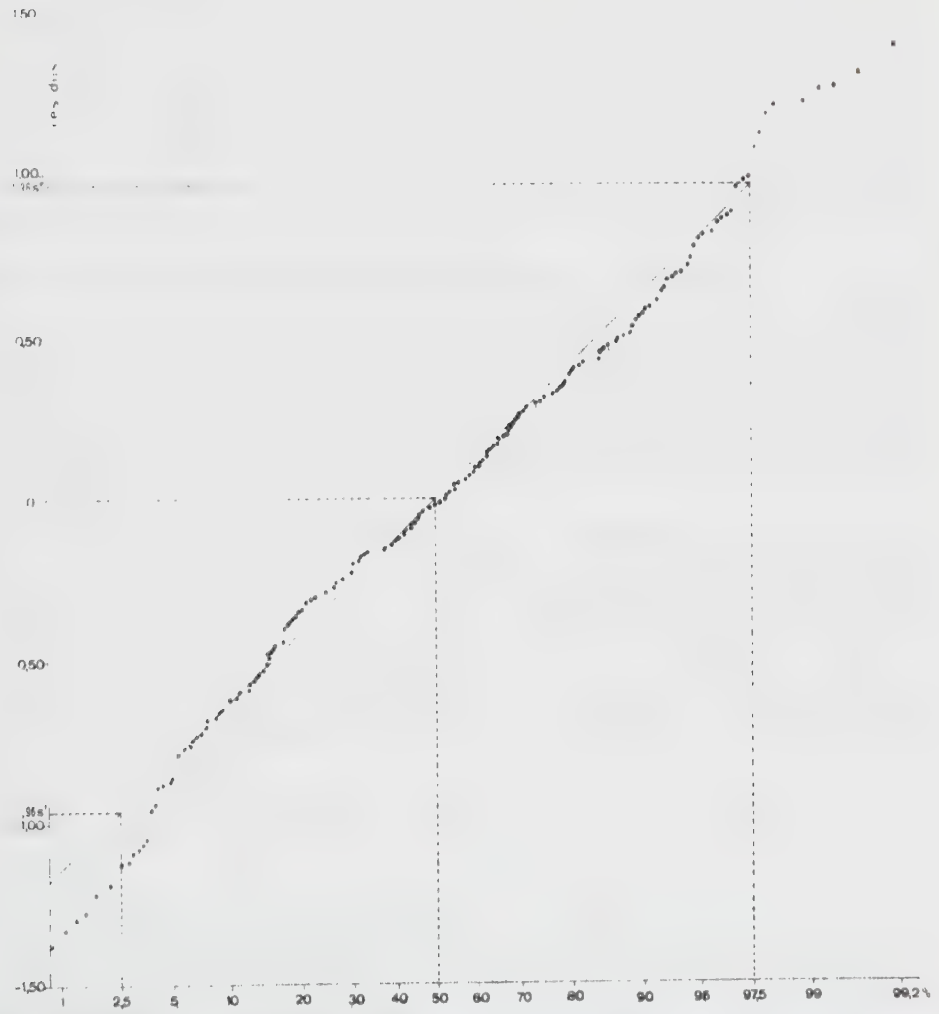


Fig. 6. Série de 32 récoltes station 10. Groupes de 4 récoltes. Distribution des fréquences cumulées des résidus après transformation $\log^{3/2}$ (transformation probit sur les fréquences).

l'hétérogénéité des populations, et également au sous-échantillonnage. Cette constatation rejoint la remarque faite plus haut.

La normalité approximative de la distribution des résidus est vérifiée par la méthode des probits. L'alignement des points représentant les effectifs cumulés, ainsi que l'indique la Fig. 6, est quasi-rectiligne dans sa partie centrale. On observe une certaine leptocurtosis, qui n'interdit pas de déterminer graphiquement l'intervalle (2,5 %; 97,5 %), dont le quart de l'amplitude est trouvé égal à $s' = 0{,}4898$ d'où $s'^2 = 0{,}2399$. Cette dernière valeur, si les $4 \times 118 = 472$ résidus étaient indépendants, serait une estimation de la variance avec 471 degrés de liberté. Mais les résidus sont liés par 118 relations linéaires indépendantes, de sorte que s'^2 est une sous-estimation de leur variance: sa valeur doit être multipliée par le rapport (472-1)/(472-118); on trouve $s^2 = 0{,}3193$. Le calcul direct donnait $s^2 = 0{,}3493$. Cette différence peut être attribuée à l'influence des écarts extrêmes, plus importants en valeur absolue que d'après la distribution normale suggérée. Il nous a paru préférable de retenir la première estimation, ce qui revient à adopter comme modèle de distribution celui suggéré par la partie centrale, assez bien normalisée, du graphique, et à négliger les parties extrêmes dont la signification est douteuse.

3-3-2- CORRÉLATION MOYENNE-VARIANCE DANS DES CONDITIONS PLUS SPÉCIFIQUES

Si l'on considère séparément les 16 taxons, on constate que l'intervalle de variation de la moyenne est généralement trop petit pour qu'il soit possible d'assigner une pente au nuage de points. Les points se rapportant à trois espèces ont été distingués sur les Figs 4 et 5. Ceux se rapportant à *Creseis chierchiae* représentent les comptages séparés des véligères et des stades post-larvaires; le nuage de 16 points ne se singularise pas, localement, de la loi d'ensemble.

Si à l'inverse on porte sur le graphique les points se rapportant aux divers taxons pour un seul des 8 groupes de 4 récoltes, on obtient pour un très large intervalle de moyennes une corrélation très significative; mais le nombre de points est insuffisant pour qu' apparaisse la concavité de la loi. On serait amené à ajuster chacun des 8 nuages à une droite, de pente variant dans cet exemple entre 1,3 et 1,8 (justifiant des transformations comprises entre racine cubique et racine douzième). La caractère fortuit d'une loi de Taylor particulière, déterminée à partir d'un petit nombre de points, apparaît ici avec évidence.

3-3-3- CORRÉLATION MOYENNE-VARIANCE DANS DES CONDITIONS MOINS HOMOGÈNES D'ÉCHANTILLONNAGE

Si l'on partage maintenant la série en 4 groupes de 8 récoltes consécutives, on constate (Fig. 7) que les variances sont, dans leur ensemble, plus élevées à moyenne égale que dans le premier traitement. Les petits effectifs ne sont, ici encore, pas éloignés de satisfaire à la loi de Poisson, mais la partie droite du nuage se trouve déplacée vers le haut. Cela revient à constater que la liaison moyenne-variance s'est déplacée, dans notre famille de lois $\log^p$, vers les p inférieurs. L'alignement du nouveau

Fig. 7. Points (moyenne, variance) pour la série de 32 récoltes station 10. Paramètres calculés par groupes de 8 récoltes consécutives (petits points) et sur l'ensemble des 32 récoltes (gros points), sur les effectifs non transformés.

nuage suggère une loi $\log^{1/2}$ ou $\log^{1/3}$ que nous n'avons pas précisé en raison du petit nombre de points observés.

Pour un taxon particulier la corrélation moyenne-variance apparaît, cette fois, nettement, et l'on constate que l'alignement des 4 points observés s'identifie localement à l'alignement général. Il apparaît donc indifférent, pour établir la liaison moyenne-variance, de faire varier les deux paramètres en faisant varier les espèces ou les conditions de récolte; seul paraît déterminant l'ordre de grandeur des effectifs dénombrés dans un échantillon.

Enfin, si l'on calcule moyenne et variance sur l'ensemble des 32 récoltes, ne faisant plus varier que la catégorie zoologique, on obtient un nuage de 16 points qui ne semble pas loin de s'ajuster à la loi log-normale (Fig. 7: gros points).

3-4- Étude d'une Série de 64 Récoltes sur un Quadrillage de 16 Stations

Un quadrillage (opération 'Carré magique', le 7 juillet 1970, baie d'Ambaro) comprend 16 stations disposées en 4 carrée de 1 mille de côté, eux-mêmes situés aux sommets d'un carré de 7 milles sur 7 (Fig. 8a). En chaque station sont réalisées 4 récoltes successives, par trait oblique fond-surface d'un filet muni d'un débimètre. L'opération complète a duré 10 h 35 min (07.15 à 17.50); chaque série de 4 récoltes en un même point demandait 10 à 20 min. Les comptages ont été effectués sur 3/20 aliquotes de chaque récolte (fractionnement à la poire) et ont porté sur les 11 taxons suivants:

Copépodes
Lucifer spp. protozoés
Lucifer spp. mysis
Lucifer spp. stades postlarvaires
Evadne tergestina Claus
Penilia avirostris Dana
Sagitta enflata Grassi
Chaetognathes: autres espèces
Creseis acicula Rang
Creseis chierchiae Boas
Oeufs d'Anchois

Les effectifs sont ramenés avant tout calcul à 10 m^3 d'eau filtrée (volume de l'ordre de grandeur des volumes réellement filtrés dans une récolte).

On remarque que les conditions d'échantillonnage sont diversifiées par rapport à la première expérience: l'homogénéité d'une série de 4 récoltes successives est meilleure, s'étendant sur une durée plus courte; d'autre part le volume filtré est mieux contrôlé; les stations d'un même carré de 1 mille montrent généralement des différences significatives en ce qui concerne l'abondance des taxons; le carré de 7 milles chevauche un gradient écologique côte-large.

3-4-1- Corrélation moyenne-variance en une station

Les points (m, s^2) calculés en chaque station à partir des 4 récoltes consécutives, pour chaque catégorie zoologique, constituent un nuage dont l'allure (Fig. 8b)

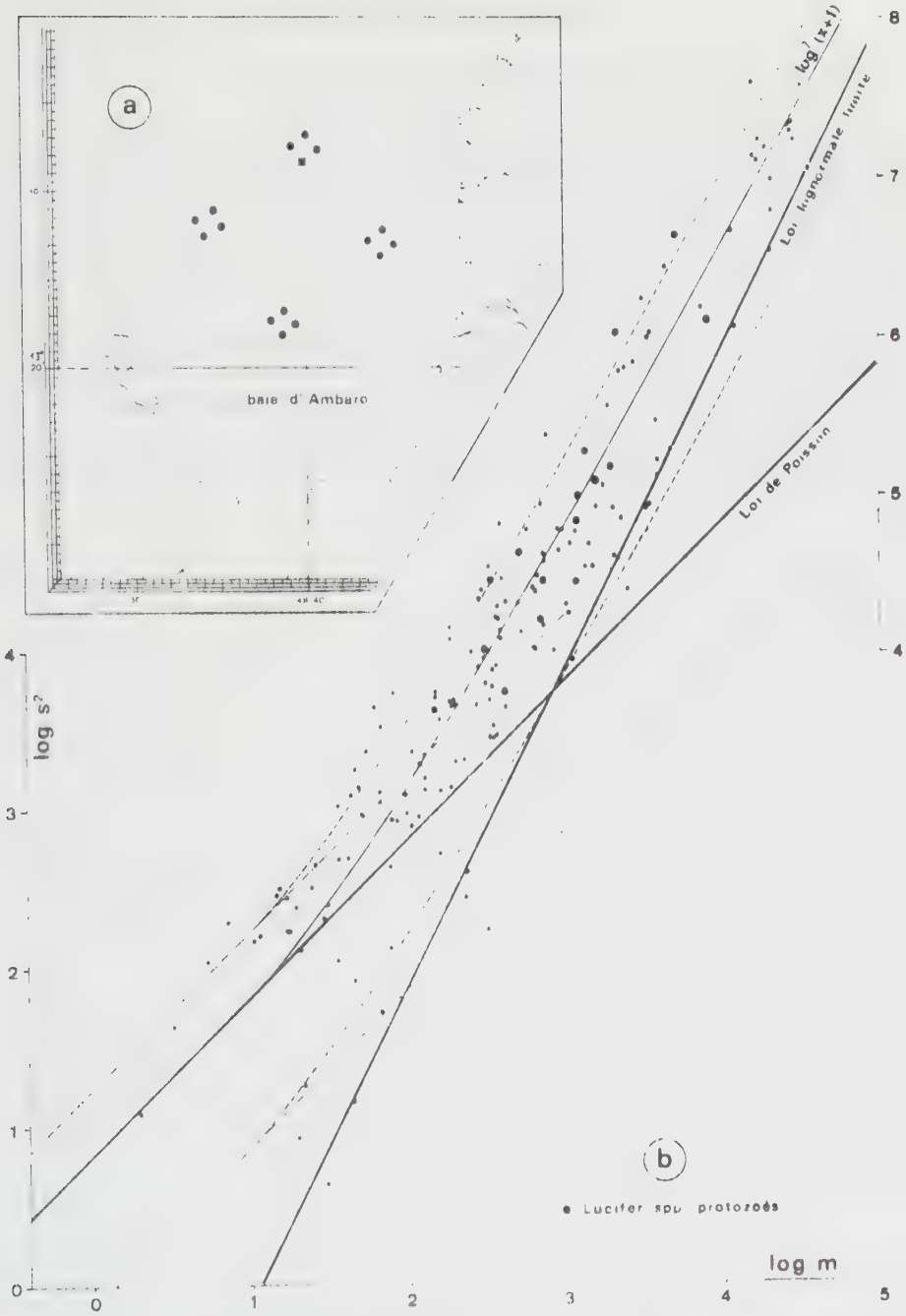


Fig. 8. Série de 64 récoltes en 16 stations (a, carte des stations; b, points (moyenne, variance) par groupes de 4 récoltes en une même station). Effectifs non transformés.

rappelle beaucoup le résultat de la première expérience. Toutefois, en raison sans doute de la meilleure homogénéité de chaque échantillonnage, les variances sont, à moyenne égale, plus faibles. Si l'on admet que la loi de Poisson se réalise encore pour les petits effectifs (rares dans cette série de comptages), le nuage doit alors être axé sur la courbe correspondant à la loi '$\log^2$'; on constate effectivement que la transformation $\log^2 (x+1)$ stabilise la variance (coefficient de corrélation entre moyenne et variance $r = -0{,}692$ après transformation log. et $-0{,}116$ après transformation $\log^2$). Les limites à 5 % calculées par rapport à la loi '$\log^2$' laissent 19 % des points en dehors du domaine de confiance, et le test de Bartlett aboutit à, $\chi^2_{1\cdot 5} = 310{,}08$ alors que la valeur maximale admissible à 1 % est 222,61. On rejoint donc les conclusions de l'expérience précédente. La normalité de la distribution des résidus est approximativement réalisée après transformation $\log^2$, du moins dans la partie centrale, à une légère curtosis près de même sens que précédemment (Fig. 9). La

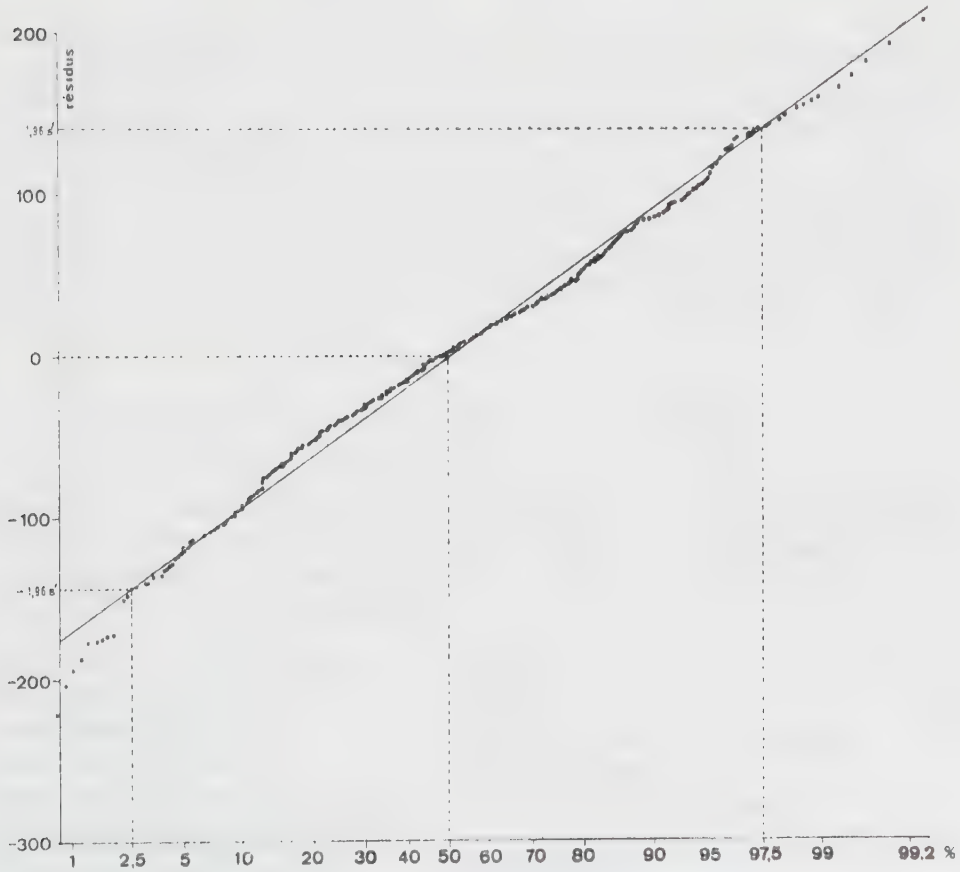


Fig. 9. Série de 64 récoltes en 16 stations, groupes de 4 récoltes en une même station. Distribution des fréquences cumulées des résidus après transformation $\log^2$ (fréquences en échelle probit).

variance estimée graphiquement (intervalle central comprenant 95 % des points) est de 0,7026.

La restriction du nuage aux points correspondant à une station ou à une catégorie zoologique appelle les mêmes remarques que précédemment. Cependant, les espèces montrant des variations notables d'abondance moyenne d'une station à l'autre, l'alignement des points-espèces est plus facilement observé; il coïncide avec l'alignement général pour l'intervalle de moyennes concerné (exemple sur la Fig. 8b: points se rapportant aux protozoés de *Lucifer*).

3-4-2 - CORRÉLATION MOYENNE-VARIANCE SUR UN CARRÉ DE 1 MILLE ET SUR LE CARRÉ DE 7 MILLES

En calculant moyenne et variance sur des groupes de 4 récoltes choisies aux 4 stations différentes d'un carré de 1 mille, on obtient un nouveau nuage de 176 points situé au dessus du précédent, c'est à dire s'axant sur une courbe du faisceau comprise entre les courbes '$\log^{3/2}$' et 'log'.

Un troisième nuage s'obtient en calculant les paramètres sur des groupes de 4 récoltes choisies en 4 stations différentes du carré de 7 milles. Ce nuage se situe encore légèrement au dessus du précédent. La Fig. 10 ne représente, pour plus de clarté, qu'une partie des points obtenus.

L'hétérogénéité croissante des conditions d'échantillonnage n'est pas obtenue ici de la même façon que dans l'expérience précédente, où nous avions groupé les récoltes par ensembles d'importance croissante. La résultat est cependant le même: en augmentant l'hétérogénéité des conditions d'échantillonnage ont fait tendre les distributions vers la log-normalité.

3-5 - ÉTUDE D'UNE SÉRIE DE 10 RÉCOLTES EN UN MÊME POINT

Le 2 janvier 1969, Station AMB 29, en baie d'Ambaro. 10 traits obliques fond-surface ont été réalisés en une heure trente minutes. Les volumes filtrés sont mal connus, mais compris entre 5,3 et 6,0 m^3. Les effectifs sont traités sans avoir été ramenés à un volume fixe. Les 18 catégories zoologiques suivantes ont été dénombrées sans fractionnement des récoltes:

Lucifer hanseni Nobili protozoés 1 et 2
Lucifer hanseni protozoés 3
Lucifer hanseni mysis 1
Lucifer hanseni mysis 2
Lucifer hanseni postlarves immatures
Lucifer hanseni males adultes
Lucifer hanseni femelles adultes
Lucifer autres espèces
Evadne tergestina Claus
Penilia avirostris Dana
Hyperia spp.
Zoés de Décapodes Brachyoures
Sagitta enflata Grassi
Chaetognathes autres espèces
Creseis acicula Rang
Calycophores
Cténaires
Dolioles

DISPERSION DU ZOOPLANCTON

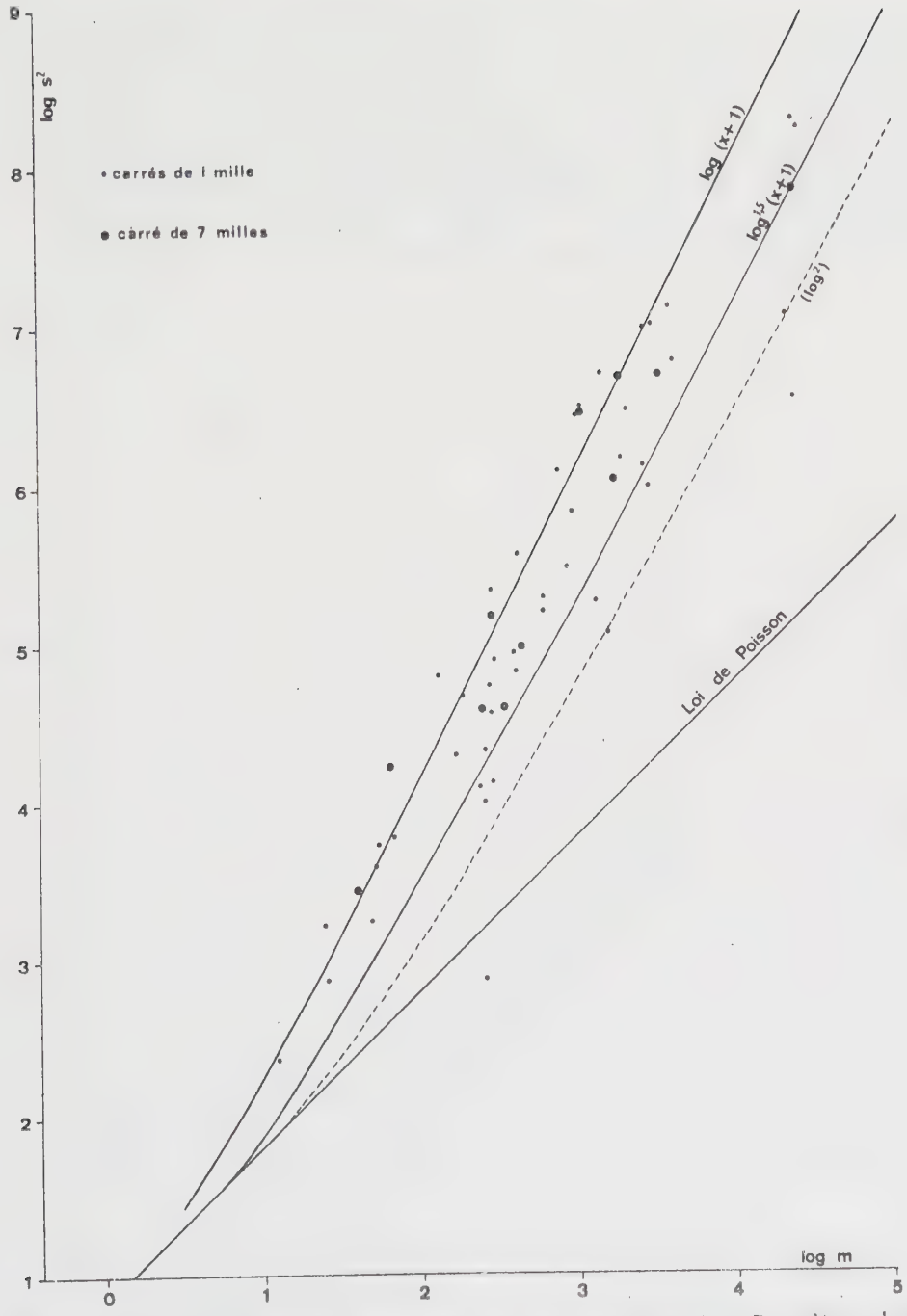


Fig. 10. Points (moyenne, variance) pour la série de 64 récoltes en 16 stations. Paramètres calculés par groupes de 4 récoltes choisies aux 4 sommets d'un carré de 1 mille (petits points), et par groupes de 4 récoltes choisies aux 4 sommets du carré de 7 milles (gros points), sur les effectifs non transformés.

Le graphique (m, s^2) pour les effectifs non transformés est reproduit à la Fig. 11. Chaque point se rapporte à une catégorie zoologique et aux 10 récoltes. Trois points se trouvent au voisinage de la loi de Poisson; 13 autres sont assez régulièrement répartis suivant un nuage rectiligne de pente voisine de 1,4; les deux derniers points sont situés très haut. Les transformations $\log^2$ (Fig. 12a) et racine cubique fournissent une stabilisation très satisfaisante pour le groupe central de 13 points; cependant si l'on considère les 18 points, le graphique indique une corrélation moyenne-variance positive. A l'inverse la transformation logarithmique simple (Fig. 12b) aboutit

Fig. 11. Points (moyenne, variance) pour la série de 10 récolte station AMB 29. Effectifs non transformés.

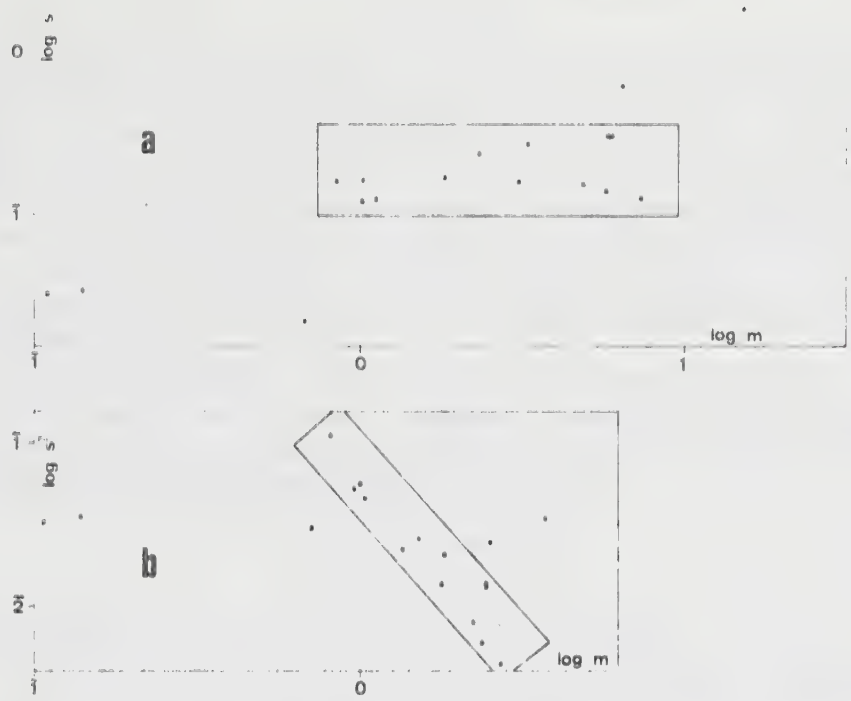


Fig. 12. Points (moyenne, variance) pour la série de 10 récoltes station AMB 29, après transformations: a, log²; b, log sur les effectifs.

à une indépendance des deux paramètres si l'on considère l'ensemble des 18 points, mais alors le groupe central montre une forte corrélation négative.

Il serait imprudent de conclure. On peut toutefois penser que le peuplement planctonique d'un volume d'eau est constitué de populations de caractères statistiques variés, mais dont la superposition peut donner lieu à une loi globale souvent vérifiée. Cependant, dans un échantillonnage réduit tel que celui de notre troisième exemple, certaines espèces peuvent montrer une dispersion de caractères statistiques distincts: si l'on veut inclure ces espèces dans la définition d'une loi d'ensemble, alors la transformation logarithmique s'impose, mais dans ces conditions les hypothèses de l'analyse de la variance sont moins bien réalisées pour le groupe 'homogène' central qu'avec une transformation adaptée à ce groupe. On pourrait voir là une façon supplémentaire de faire tendre les distributions vers une log-normalité globale en augmentant 'l'hétérogénéite' des données. Un récent travail d'Ibanez (Ibanez, 1971; aussi Frontier, 1971) aboutit d'ailleurs à la même conclusion.

3–6 – Recherche d'une Solution Analytique: loi 'Poisson-Log-Normale' de Cassie

Voulant rendre compte de distributions intermédiaires entre une distribution de

Poisson et une distribution log-normale, Cassie (1962) propose l'hypothèse suivante: la loi log-normale n'est vérifiée qu'à grande échelle; en un point, les effectifs par récolte suivent une loi de Poisson; le paramètre de cette dernière est, dans un domaine spatio-temporel plus vaste, distribué de façon log-normale. Ce schéma semble rejoindre les considérations évoquées ci-dessus. L'auteur donne une approximation 'point par point' d'une loi de ce type, qu'il nomme 'Poisson-log-normale', mais n'en donne pas de forme analytique; cette dernière est sans doute complexe. Il est toutefois possible de déterminer, partant de ces hypothèses, la relation moyenne-variance devant être réalisée.

On sait (voir par exemple Kendall & Stuart, Vol. 1, p. 119) que si une variable aléatoire Y possède une distribution de Poisson de paramètre X, X étant lui-même une variable aléatoire de fonction caractéristique $\phi_x(t)$, alors la fonction caractéristique de la distribution inconditionnelle de Y est

$$\phi_y(t) = \phi_x\left(\frac{e^{it}-1}{i}\right)$$

Si donc ϕ_x est donné sous la forme d'un développement limité

$$\phi_x(t) = 1+\sum_{k=1}^{\infty} m_k \cdot \frac{(it)^k}{k!},$$

où m_k est le moment d'ordre k de X, alors

$$\begin{aligned}\phi_y(t) &= 1+\sum_{k=1}^{\infty} m_k \cdot \frac{i^k}{k!}\left(\frac{e^{it}-1}{i}\right)^k \\ &= 1+\sum_{k=1}^{\infty} \frac{m_k}{k!}\cdot(e^{it}-1)^k\end{aligned}$$

soit, en utilisant le développement limité

$$e^{it}-1 = it+i^2t^2/2+\ldots+i^kt^k/k!+\ldots.$$

$$\begin{aligned}\phi_y(t) = 1 &+ m_1\left(it+\frac{i^2t^2}{2}+\ldots+\frac{i^kt^k}{k!}+\ldots\right) \\ &+ m_2\cdot\frac{1}{2}\cdot\left(it+\frac{i^2t^2}{2}+\ldots+\frac{i^kt^k}{k!}+\ldots\right)^2 \\ &\vdots \\ &+ m_k\cdot\frac{1}{k!}\left(it+\frac{i^2t^2}{2}+\ldots+\frac{i^kt^k}{k!}+\ldots\right)^k \\ &\vdots\end{aligned}$$

En se limitant aux termes de degré inférieur ou égal à 2:

$$\phi_Y(t) = 1 + m_1 it + (m_1 + m_2)\frac{i^2t^2}{2} + \ldots$$

que l'on doit identifier avec

$$\phi_Y(t) = 1 + M_1 it + M_2 \frac{i^2t^2}{2} + \ldots$$

où M_1 et M_2 sont les deux premiers moments de la distribution inconditionnelle de Y. On en tire

$$M_1 = m_1$$

$$M_2 = m_1 + m_2$$

et la variance inconditionnelle de Y est

$$\sigma^2(Y) = M_2 - M_1^2$$

$$= m_1 + m_2 - m_1^2$$

Ce résultat est valable quelle que soit la distribution de X, moyenne locale. Si cette dernière variable est log-normale, c'est à dire si log X est distribué normalement avec une moyenne μ et une variance V (logarithmes népériens), on sait qu'alors

$$m_k = \exp\left(k\mu + \frac{k^2V}{2}\right)$$

En particulier (*cf.* par exemple Dagnelie, 1969)

$$m_1 = \exp\left(\mu + \frac{V}{2}\right)$$

$$m_2 = \exp(2\mu + 2V) = m_1^2 e^V$$

d'où

$$\sigma^2(Y) = m_1 + m_1^2(e^V - 1) \# m_1 + Vm_1^2$$

C'est la relation cherchée. On reconnaît la relation caractérisant une distribution binomiale négative de paramètre $K = 1/V$.

Reprenons les deux premiers exemples. Bien qu'il soit difficile d'évaluer très précisément la variance des logarithmes pour les plus grands effectifs, il paraît raisonnable de situer sa valeur aux environs de 0,0025 dans le premier cas (Fig. 5) et de 0,00025 dans le second les logarithmes étant de base 10. En logarithmes népériens ces variances sont égales à 0,01325 et 0,001325 respectivement, ce qui correspondrait à des valeurs de K égales à 75 et 750. Nous avons porté sur les Figs 4 et 8b les droites de pente 2 correspondant aux distributions log-normales limites dans les deux séries de récoltes (les équations de ces droites sont $\log \sigma^2 = 2 \log \mu - 1{,}88$ et

2 log $\mu - 2{,}88$ respectivement), et sur la Fig. 3 les courbes correspondant aux distributions binomiales négatives pour $k = 75$ et 750 (courbes en pointillé). Ces dernières ne coïncident avec aucune des courbes caractéristiques des lois '$\log^p$': elles restent collées à la première diagonale beaucoup plus longtemps que ne le suggèrent les observations ayant conduit à effectuer les transformations $\log^{3/2}$ et $\log^2$; le choix arbitraire (ne correspondant plus au modèle Poisson-log-normal) d'une valeur de k plus petite (Fig. 3: $k = 10$) donne une branche supérieure plus conforme aux résultats expérimentaux, mais reste éloignée de la loi de Poisson pour les plus petits effectifs. Rappelons que Cassie (1962) signalait la valeur médiocre de la loi binomiale négative en tant que modèle de distributions d'effectifs planctoniques.

3-7 - CONCLUSIONS

L'hypothèse séduisante Poisson-log-normale ne paraît donc pas devoir être retenue, du moins pour rendre compte des données présentées ici. La réalité est sans doute plus complexe. Les distributions en un point ne sont peut-être pas des distributions de Poisson (sauf pour les petits effectifs); d'autre part la limite supérieure n'est peut-être pas la loi log-normale (ceci est rendu vraisemblable par l'observation, dans certaines circonstances, de lois de Taylor de pente supérieure à 2, que ne prévoient ni la loi binomiale négative ni la loi '$\log^p$'). Enfin, la composition de deux distributions seulement n'est peut-être pas suffisante. Le problème serait à reprendre en partant d'autres hypothèses. Ce travail n'a pas été entrepris, toutefois quelques directions de recherche semblent pouvoir être proposées.

L'existence de familles de distributions réalisant un passage progressif de la loi de Poisson à la loi log-normale (ou à une autre loi plus complexe) traduit sans doute uniquement l'effet de l'échantillonnage: cet effet se produirait quand bien même l'échantillonnage serait techniquement parfait, et même remplacé par des considérations théoriques introduisant un ordre de grandeur du volume d'eau dans lequel on recherche une distribution de fréquences, empirique ou théorique, des abondances d'organismes. La dispersion des organismes dans la phase aqueuse possède des caractères statistiques pour autant que l'on envisage d'y réaliser un échantillonnage; elle peut se décrire alors par une famille de distributions, une distribution particulière étant fixée par la valeur du volume d'eau filtré. Il y a autant de distributions, pour une même dispersion, que de valeurs de ce volume: si les organismes sont dispersés au hasard, la description statistique de la dispersion sera donnée par une infinité de distributions de Poisson, la paramètre de chacune d'elles étant déterminé par la taille des échantillons. S'il existe une surdispersion, elle concerne une certaine échelle d'observation; à cette échelle des échantillons trop petits risquent de fournir néanmoins des distributions de Poisson.

A supposer que l'on décrive des familles de distributions par des lois empiriques de type '$\log^p$', la variation de l'exposant p suivant les circonstances apparaît elle aussi comme une variation des lois statistiques en fonction de l'échelle d'observation. On a vu que p tend vers 1 lorsqu'on augmente 'l'hétérogénéité' des conditions

d'échantillonnage – c'est à dire, concrètement, lorsqu'on augmente le nombre de causes de variation et leur intensité en échantillonnant à l'intérieur d'un domaine spatio-temporel plus vaste. A un niveau donné d'observation la variabilité 'résiduelle', c'est à dire obtenue dans un intervalle d'espace et de temps négligeable par rapport à l'échelle des phénomènes étudiés, intègre l'effet des phénomènes agissant à une échelle inférieure. Il est alors clair qu'à moyenne fixe, la variabilité 'residuelle' sera fonction de l'échelle à laquelle elle est définie.

Une des conclusions les plus paradoxales de l'étude empirique présentée ci-dessus est l'absence de singularité des lois statistiques suivies par une catégorie zoologique particulière, par rapport à la loi statistique d'ensemble. Les biologies et micro-repartitions très variables suivant les espèces laisseraient plutôt supposer que les caractères statistiques de dispersion dépendent des espèces, et des conditions biologiques locales. Nous rejoignons à ce sujet les conclusions d'un récent travail de Wiebe (1970). Tout se passe comme si, du point de vue de la liaison moyenne-variance, les catégories ne différaient entre elles que par l'ordre de grandeur des effectifs réels par échantillon. Arguant de cette indépendance vis à vis de la biologie, Wiebe suggère que ces lois ont une origine physique. Il est remarquable que la variation des lois de distribution en fonction de l'échelle d'observation est précisément la situation rencontrée dans l'étude de la turbulence hydrodynamique, à laquelle est très certainement lié le phénomène de dispersion des organismes planctoniques (Platt, 1972). C'est peut-être en partant de telles considérations que l'on parviendra à construire un modèle théorique explicatif, conforme aux situations observées. Dans l'état actuel l'approche empirique semble toutefois la seule praticable.

3-8 - Annexe

Tables des valeurs approximatives de $\log_{10}^{1,5}(n+1)$ et $\log_{10}^{2}(n+1)$

Chacune des tables se compose de quatre parties:

1) De $n = 0$ à 199 ($\log^{1,5}$) ou de 0 à 399 ($\log^{2}$): tableaux à double entrée (dizaines en abscisses, unités en ordonnées).

2) De $n = 200$ ($\log^{1,5}$) ou de 400 ($\log^{2}$) à 10.000, lire: à partir de $n = x$ (colonne de gauche), $\log^{p}(n+1) = y$ (colonne de droite). Exemples: à partir de $n = 554$ (et jusque $n = 558$ inclusivement), $\log^{1,5} = 455$; à partir de $n = 559$ (et jusque $n = 564$ inclusivement, $\log^{1,5} = 4,56$.

3) De $n = 10.000$ à 100.000: tableau à double entrée donnant les valeurs de 1.000 en 1.000 (dizaine de milles en abscisses, milliers en ordonnées).

4) De $n = 100.000$ à 1.000.000: tableau à double entrée donnant les valeurs de 10.000 en 10.000 (centaines de milles en abscisses, dizaines de milles en ordonnées).

Possibilité d'interpolation linéaire pour les tableaux 3 et 4.

Note = pour $n < 4$ ($\log^{1,5}$) ou $n < 10$ ($\log^{2}$) la fonction $\log^{p}$ est remplacée par une fonction proportionnelle à $\sqrt{n}$. cf. texte.

Tableau I (0 à 199)

Transformation 'log ^{1,5}'.

n	0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	190
0	0,00	1,06	1,52	1,82	2,05	2,23	2,39	2,52	2,64	2,74	2,84	2,93	3,01	3,08	3,15	3,22	3,28	3,34	3,39	3,45
1	0,29	1,12	1,56	1,85	2,07	2,25	2,40	2,53	2,65	2,75	2,85	2,93	3,01	3,09	3,16	3,22	3,28	3,34	3,40	3,45
2	0,41	1,18	1,59	1,87	2,09	2,26	2,41	2,54	2,66	2,76	2,86	2,94	3,02	3,10	3,16	3,23	3,29	3,35	3,40	3,46
3	0,50	1,23	1,62	1,90	2,11	2,28	2,43	2,55	2,67	2,77	2,87	2,95	3,03	3,10	3,17	3,24	3,30	3,35	3,41	3,46
4	0,58	1,28	1,65	1,92	2,13	2,30	2,44	2,57	2,68	2,78	2,88	2,95	3,04	3,11	3,18	3,24	3,30	3,36	3,41	3,47
5	0,69	1,32	1,68	1,94	2,14	2,31	2,45	2,58	2,69	2,79	2,88	2,96	3,04	3,12	3,18	3,25	3,31	3,36	3,42	3,47
6	0,78	1,37	1,71	1,96	2,16	2,33	2,47	2,59	2,70	2,80	2,89	2,97	3,05	3,12	3,19	3,25	3,31	3,37	3,42	3,48
7	0,86	1,41	1,74	1,99	2,18	2,34	2,48	2,60	2,71	2,81	2,90	2,98	3,06	3,13	3,20	3,26	3,32	3,38	3,43	3,48
8	0,93	1,45	1,77	2,01	2,20	2,36	2,49	2,61	2,72	2,82	2,91	2,99	3,07	3,14	3,20	3,27	3,33	3,38	3,44	3,49
9	1,00	1,48	1,80	2,03	2,21	2,37	2,51	2,62	2,73	2,83	2,92	3,00	3,07	3,14	3,21	3,27	3,33	3,39	3,44	3,49

TABLEAU II (200 à 10 000)

Transformation 'log^{1,5}'.

201 3,50	293 3,88	423 4,26	602 4,64	852 5,02	1191 5,40	1656 5,78	2283 6,16	3135 6,54	4268 6,92	5777 7,30	7783 7,68
203 3,51	295 3,89	427 4,27	608 4,65	859 5,03	1202 5,41	1670 5,79	2302 6,17	3162 6,55	4302 6,93	5822 7,31	7843 7,69
205 3,52	298 3,90	431 4,28	613 4,66	867 5,04	1213 5,42	1687 5,80	2321 6,18	3188 6,56	4336 6,94	5868 7,32	7903 7,70
207 3,53	301 3,91	435 4,29	619 4,67	874 5,05	1223 5,43	1698 5,81	2341 6,19	3215 6,57	4370 6,95	5913 7,33	7063 7,71
209 3,54	304 3,92	439 4,30	625 4,68	882 5,06	1234 5,44	1713 5,82	2360 6,20	3242 6,58	4404 6,96	5959 7,34	8026 7,72
211 3,55	307 3,93	443 4,31	631 4,39	890 5,07	1245 5,45	1728 5,83	2380 6,21	3268 6,59	4438 6,97	6004 7,35	8002 7,73
213 3,56	310 3,94	447 4,32	636 4,70	897 5,08	1256 5,46	1743 5,84	2399 6,22	3295 6,60	4472 6,98	6054 7,36	8157 7,74
215 3,57	313 3,95	453 4,33	642 4,71	905 5,09	1267 5,47	1758 5,85	2420 6,23	3321 6,61	4507 6,99	6103 7,37	8223 7,75
217 3,58	316 3,96	455 4,34	648 4,72	914 5,10	1278 5,48	1773 5,86	2440 6,24	3348 6,62	4545 7,00	6153 7,38	8289 7,76
219 3,59	319 3,97	460 4,35	654 4,73	922 5,11	1289 5,49	1788 5,87	2461 6,25	3374 6,63	4583 7,01	6202 7,39	8355 7,77
222 3,60	323 3,98	464 4,36	660 4,74	931 5,12	1300 5,50	1803 5,88	2481 6,26	3401 6,64	4622 7,02	6252 7,40	8421 7,78
224 3,61	326 3,99	469 4,37	666 4,75	939 5,13	1311 5,51	1818 5,89	2502 6,27	3428 6,65	4660 7,03	6301 7,41	8486 7,79
226 3,62	329 4,00	474 4,38	672 4,76	948 5,14	1323 5,52	1834 5,90	2523 6,28	3454 6,66	4698 7,04	6351 7,42	8552 7,80
229 3,63	332 4,01	478 4,39	679 4,77	956 5,15	1335 5,53	1849 5,91	2545 6,29	3481 6,67	4736 7,05	6400 7,43	8618 7,81
231 3,64	336 4,02	483 4,40	685 4,78	965 5,16	1347 5,54	1865 5,92	2567 6,30	3509 6,68	4774 7,06	6450 7,44	8684 7,82
233 3,65	339 4,03	487 4,41	691 4,79	973 5,17	1358 5,55	1881 5,93	2589 6,31	3538 6,69	4812 7,07	6499 7,45	8749 7,83
236 3,66	342 4,04	492 4,42	697 4,80	982 5,18	1370 5,56	1896 5,94	2610 6,32	3569 6,70	4851 7,08	6552 7,46	8815 7,84
238 3,67	345 4,05	496 4,43	703 4,81	990 5,19	1382 5,57	1913 5,95	2632 6,33	3600 6,71	4889 7,09	6605 7,47	8881 7,85
240 3,68	349 4,06	500 4,44	710 4,82	999 5,20	1394 5,58	1929 5,96	2654 6,34	3631 6,72	4927 7,10	6657 7,48	8947 7,86
243 3,69	352 4,07	505 4,45	717 4,83	1008 5,21	1406 5,59	1945 5,97	2676 6,35	3661 6,73	4965 7,11	6710 7,49	9016 7,87
245 3,70	356 4,08	509 4,46	723 4,84	1017 5,22	1418 5,60	1962 5,98	2697 6,36	3692 6,74	5004 7,12	6763 7,50	9087 7,88
248 3,71	359 4,09	514 4,47	730 4,85	1026 5,23	1431 5,61	1978 5,99	2719 6,37	3722 6,75	5045 7,13	6815 7,51	9160 7,89
250 3,72	363 4,10	519 4,48	736 4,86	1036 5,24	1443 5,62	1995 6,00	2742 6,38	3753 6,76	5087 7,14	6868 7,52	9233 7,90
252 3,73	366 4,11	524 4,49	743 4,87	1045 5,25	1456 5,63	2012 6,01	2766 6,39	3783 6,77	5129 7,15	6921 7,53	9306 7,91
255 3,74	370 4,12	529 4,50	750 4,88	1054 5,26	1468 5,64	2029 6,02	2790 6,40	3814 6,78	5170 7,16	6973 7,54	9379 7,92
257 3,75	373 4,13	533 4,51	757 4,89	1063 5,27	1481 5,65	2047 6,03	2813 6,41	3844 6,79	5212 7,17	7028 7,55	9452 7,93
260 3,76	377 4,14	538 4,52	764 4,90	1073 5,28	1493 5,66	2064 6,04	2837 6,42	3874 6,80	5254 7,18	7085 7,56	9525 7,94
263 3,77	381 4,15	543 4,53	771 4,91	1082 5,29	1506 5,67	2082 6,05	2860 6,43	3905 6,81	5295 7,19	7142 7,57	9598 7,95
265 3,78	384 4,16	548 4,54	778 4,92	1091 5,30	1519 5,68	2099 6,06	2884 6,44	3935 6,82	5337 7,20	7198 7,58	9671 7,96
268 3,79	388 4,17	554 4,55	785 4,93	1101 5,31	1533 5,69	2117 6,07	2908 6,45	3966 6,83	5379 7,21	7255 7,59	9744 7,97
271 3,80	391 4,18	559 4,56	792 4,94	1111 5,32	1546 5,70	2135 6,08	2931 6,46	3996 6,84	5420 7,22	7312 7,60	9817 7,98
273 3,81	395 4,19	565 4,57	799 4,95	1121 5,33	1559 5,71	2153 6,09	2955 6,47	4030 6,85	5462 7,23	7369 7,61	9800 7,90
278 3,82	398 4,20	570 4,58	806 4,96	1131 5,34	1573 5,72	2171 6,10	2978 6,48	4064 6,86	5504 7,24	7426 7,62	9963 8,00
279 3,83	403 4,21	575 4,59	814 4,97	1141 5,35	1586 5,73	2189 6,11	3002 6,49	4098 6,87	5549 7,25	7482 7,63	
281 3,84	407 4,22	580 4,60	821 4,98	1151 5,36	1600 5,74	2207 6,12	3029 6,50	4132 6,88	5595 7,26	7542 7,64	
284 3,85	411 4,23	585 4,61	829 4,99	1161 5,37	1614 5,75	2226 6,13	3055 6,51	4166 6,89	5640 7,27	7602 7,65	
287 3,86	415 4,24	590 4,62	837 5,00	1171 5,38	1628 5,76	2245 6,14	3082 6,52	4200 6,90	5686 7,28	7662 7,66	
290 3,87	419 4,25	596 4,63	844 5,01	1181 5,39	1642 5,77	2264 6,15	3109 6,53	4234 6,91	5732 7,29	7722 7,67	

TABLEAU III (10 000 à 99 000, de 1000 en 1000)
Transformation 'log^{1,5}'

$n\ 10^{-3}$	10	20	30	40	50	60	70	80	90
0	8,00	8,92	9,47	9,87	10,19	10,45	10,66	10,86	11,03
1	8,12	8,99	9,51	9,90	10,21	10,47	10,68	10,87	11,04
2	8,24	9,05	9,55	9,94	10,24	10,49	10,70	10,89	11,06
3	8,34	9,11	9,50	9,97	10,26	10,51	10,72	10,91	11,07
4	8,44	9,17	9,63	10,00	10,29	10,53	10,74	10,93	11,09
5	8,53	9,22	9,67	10,03	10,32	10,55	10,76	10,94	11,10
6	8,62	9,27	9,71	10,06	10,34	10,58	10,78	10,96	11,12
7	8,70	9,32	9,75	10,09	10,36	10,60	10,80	10,98	11,13
8	8,78	9,37	9,79	10,12	10,39	10,62	10,82	10,99	11,15
9	8,85	9,42	9,83	10,15	10,42	10,64	10,84	11,01	11,16

TABLEAU IV (100 000 à 990 000, de 10 000 en 10 000).

$n\ 10^{-3}$	100	200	300	400	500	600	700	800	900
00	11,18	12,21	12,82	13,26	13,61	13,89	14,13	14,34	14,53
10	11,32	12,28	12,87	13,30	13,63	13,91	14,15	14,36	14,55
20	11,45	12,35	12,92	13,34	13,66	13,94	14,17	14,38	14,56
30	11,57	12,42	12,96	13,37	13,69	13,96	14,20	14,40	14,58
40	11,67	12,48	13,01	13,41	13,72	13,99	14,22	14,42	14,60
50	11,78	12,54	13,05	13,44	13,75	14,02	14,24	14,44	14,62
60	11,87	12,60	13,10	13,48	13,78	14,04	14,26	14,46	14,63
70	11,96	12,66	13,14	13,51	13,81	14,06	14,28	14,47	14,65
80	12,05	12,71	13,18	13,54	13,83	14,08	14,30	14,49	14,66
90	12,13	12,76	13,22	13,57	13,86	14,11	14,32	14,51	14,68

$10^6 \rightarrow 14{,}70$

TABLEAU V (0 a 399)

Transformation $\log^{2}$.

n	0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	190
0	0,00	1,06	1,75	2,2[illegible]	[illegible]0	2,92	3,19	3,43	3,64	3,84	4,02	4,18	4,34	4,48	4,62	4,75	4,87	4,99	5,10	5,20
1	0,33	1,16	1,80	2,27	2,63	2,94	3,21	3,45	3,66	3,86	4,03	4,20	4,35	4,50	4,63	4,76	4,88	5,00	5,11	5,21
2	0,47	1,24	1,85	2,31	2,67	2,97	3,24	3,47	3,68	3,87	4,05	4,22	4,37	4,51	4,65	4,77	4,89	5,01	5,12	5,22
3	0,58	1,31	1,90	2,35	2,70	3,00	3,26	3,49	3,70	3,89	4,07	4,23	4,38	4,52	4,66	4,79	4,91	5,02	5,13	5,23
4	0,67	1,38	1,95	2,38	2,73	3,03	3,29	3,52	3,72	3,91	4,09	4,25	4,40	4,54	4,67	4,80	4,92	5,03	5,14	5,24
5	0,75	1,45	2,00	2,42	2,76	3,06	[illegible]	3,54	3,74	3,93	4,10	4,26	4,42	4,55	4,68	4,81	4,93	5,04	5,15	5,25
6	0,82	1,51	2,05	2,46	2,80	3,08	3,33	3,56	3,76	3,95	4,12	4,28	4,43	4,57	4,70	4,82	4,94	5,05	5,16	5,26
7	0,88	1,58	2,09	2,50	2,83	3,11	3,36	3,58	3,78	3,96	4,13	4,29	4,44	4,58	4,71	4,83	4,95	5,06	5,17	5,27
8	0,94	1,64	2,14	2,53	2,86	3,14	3,38	3,60	3,80	3,98	4,15	4,31	4,45	4,59	4,72	4,85	4,96	5,08	5,18	5,28
9	1,00	1,69	2,18	2,57	2,89	3,16	3,40	3,62	3,82	4,00	4,17	4,32	4,47	4,61	4,74	4,86	4,97	5,09	5,19	5,29

n	200	210	220	230	240	250	[illegible]	270	280	290	300	310	320	330	340	350	360	370	380	390
0	5,30	5,40	5,50	5,59	5,67	5,76	5,84	5,92	6,00	6,07	6,14	6,21	6,28	6,35	6,41	6,48	6,54	6,60	6,66	6,72
1	5,31	5,41	5,50	5,60	5,68	5,77	5,85	5,93	6,00	6,08	6,15	6,22	6,29	6,36	6,42	6,48	6,55	6,61	6,67	6,73
2	5,32	5,42	5,51	5,60	5,69	5,77	5,86	5,93	6,01	6,09	6,16	6,23	6,30	6,36	6,43	6,49	6,55	6,61	6,67	6,73
3	5,33	5,43	5,52	5,61	5,70	5,78	5,86	5,94	6,02	6,09	6,16	6,23	6,30	6,37	6,43	6,50	6,56	6,62	6,68	6,74
4	5,34	5,44	5,53	5,62	5,71	5,79	5,87	5,95	6,03	6,10	6,17	6,24	6,31	6,38	6,44	6,50	6,57	6,63	6,68	6,74
5	5,35	5,45	5,54	5,63	5,72	5,80	5,88	5,96	6,03	6,11	6,18	6,25	6,32	6,38	6,45	6,51	6,57	6,63	6,69	6,75
6	5,36	5,46	5,55	5,64	5,73	5,81	5,89	5,97	6,04	6,11	6,19	6,26	6,32	6,39	6,45	6,52	6,58	6,64	6,69	6,75
7	5,37	5,47	5,56	5,65	5,73	5,82	5,90	5,97	6,05	6,12	6,19	6,26	6,33	6,40	6,46	6,52	6,59	6,64	6,70	6,76
8	5,38	5,48	5,57	5,66	5,74	5,82	5,90	5,98	6,06	6,13	6,20	6,27	6,34	6,40	6,47	6,53	6,59	6,65	6,70	6,76
9	5,39	5,49	5,58	5,67	5,75	5,83	5,91	5,99	6,06	6,14	6,21	6,28	6,34	6,41	6,47	6,53	6,60	6,66	6,71	6,77

TABLEAU VI (400 à 10 000)

Transformation 'log²'.

400	6,78	466	7,13	542	7,48	627	7,83	723	8,18	831	8,53	953	8,88	1089	9,23	1242	9,58	1413	9,93	3691	12,8
402	6,79	468	7,14	544	7,49	629	7,84	726	8,19	834	8,54	956	8,89	1093	9,24	1247	9,59	1419	9,94	3812	12,9
404	6,80	470	7,15	546	7,50	632	7,85	728	8,20	837	8,55	960	8,90	1097	9,25	1251	9,60	1424	9,95	3936	13,0
406	6,81	473	7,16	548	7,51	634	7,86	731	8,21	840	8,56	964	8,91	1102	9,26	1256	9,61	1429	9,96	4064	13,1
407	6,82	475	7,17	551	7,52	637	7,87	734	8,22	844	8,57	967	8,92	1106	9,27	1261	9,62	1434	9,97	4196	13,2
409	6,83	477	7,18	553	7,53	640	7,88	737	8,23	847	8,58	972	8,93	1110	9,28	1265	9,63	1439	9,98	4331	13,3
411	6,84	479	7,19	555	7,54	642	7,89	740	8,24	851	8,59	975	8,94	1114	9,29	1270	9,64	1445	9,99	4470	13,4
413	6,85	481	7,20	558	7,55	645	7,90	743	8,25	854	8,60	979	8,95	1118	9,30	1275	9,65	1450	10,0	4613	13,5
415	6,86	483	7,21	560	7,56	647	7,91	746	8,26	857	8,61	982	8,96	1123	9,31	1280	9,66	1466	10,1	4760	13,6
416	6,87	485	7,22	562	7,57	650	7,92	749	8,27	861	8,62	986	8,97	1127	9,32	1284	9,67	1520	10,2	4911	13,7
418	6,88	487	7,23	565	7,58	653	7,93	752	8,28	864	8,63	990	8,98	1131	9,33	1289	9,68	1576	10,3	5066	13,8
420	6,89	489	7,24	567	7,59	656	7,94	755	8,29	868	8,64	994	8,99	1135	9,34	1294	9,69	1634	10,4	5226	13,9
422	6,90	491	7,25	570	7,60	658	7,95	758	8,30	870	8,65	998	9,00	1140	9,35	1299	9,70	1693	10,5	5390	14,0
424	6,91	493	7,26	572	7,61	661	7,96	761	8,31	874	8,66	1001	9,01	1144	9,36	1304	9,71	1754	10,6	5558	14,1
426	6,92	495	7,27	574	7,62	663	7,97	764	8,32	877	8,67	1005	9,02	1148	9,37	1308	9,72	1818	10,7	5732	14,2
428	6,93	497	7,28	577	7,63	666	7,98	767	8,33	881	8,68	1009	9,03	1153	9,38	1313	9,73	1883	10,8	5910	14,3
429	6,94	500	7,29	579	7,64	669	7,99	770	8,34	884	8,69	1013	9,04	1157	9,39	1318	9,74	1950	10,9	6093	14,4
431	6,95	502	7,30	582	7,65	672	8,00	774	8,35	888	8,70	1015	9,05	1161	9,40	1323	9,75	2019	11,0	6280	14,5
433	6,96	504	7,31	584	7,66	675	8,01	777	8,36	891	8,71	1021	9,06	1166	9,41	1328	9,76	2091	11,1	6473	14,6
435	6,97	506	7,32	586	7,67	677	8,02	780	8,37	895	8,72	1025	9,07	1170	9,42	1333	9,77	2164	11,2	6672	14,7
437	6,98	508	7,33	589	7,68	680	8,03	783	8,38	898	8,73	1029	9,08	1175	9,43	1338	9,78	2240	11,3	6875	14,8
439	6,99	510	7,34	591	7,69	683	8,04	786	8,39	902	8,74	1033	9,09	1180	9,44	1343	9,79	2318	11,4	7084	14,9
441	7,00	513	7,35	594	7,70	686	8,05	789	8,40	905	8,75	1037	9,10	1184	9,45	1348	9,80	2400	11,5	7299	15,0
443	7,01	515	7,36	596	7,71	688	8,06	792	8,41	909	8,76	1040	9,11	1188	9,46	1352	9,81	2482	11,6	7519	15,1
445	7,02	517	7,37	599	7,72	691	8,07	794	8,42	913	8,77	1044	9,12	1192	9,47	1357	9,82	2567	11,7	7746	15,2
447	7,03	519	7,38	602	7,73	694	8,08	799	8,43	916	8,78	1048	9,13	1197	9,48	1362	9,83	2655	11,8	7978	15,3
449	7,04	521	7,39	604	7,74	697	8,09	802	8,44	920	8,79	1052	9,14	1201	9,49	1367	9,84	2746	11,9	8217	15,4
451	7,05	524	7,40	606	7,75	700	8,10	806	8,45	923	8,80	1057	9,15	1206	9,50	1373	9,85	2839	12,0	8461	15,5
453	7,06	526	7,41	609	7,76	703	8,11	809	8,46	927	8,81	1061	9,16	1210	9,51	1378	9,86	2935	12,1	8713	15,6
454	7,07	528	7,42	611	7,77	705	8,12	813	8,47	930	8,82	1065	9,17	1215	9,52	1382	9,87	3034	12,2	8971	15,7
456	7,08	530	7,43	614	7,78	708	8,13	816	8,48	934	8,83	1069	9,18	1219	9,53	1388	9,88	3135	12,3	9235	15,8
458	7,09	532	7,44	616	7,79	711	8,14	819	8,49	938	8,84	1073	9,19	1224	9,54	1393	9,89	3241	12,4	9507	15,9
460	7,10	535	7,45	619	7,80	714	8,15	822	8,50	942	8,85	1077	9,20	1228	9,55	1398	9,90	3348	12,5	9786	16,0
462	7,11	537	7,46	621	7,81	717	8,16	825	8,51	945	8,86	1081	9,21	1233	9,56	1403	9,91	3459	12,6		
464	7,12	539	7,47	624	7,82	720	8,17	828	8,52	949	8,87	1085	9,22	1238	9,57	1408	9,92	3574	12,7		

DISPERSION DU ZOOPLANCTON

TABLEAU VII (10 000 à 99 000, de 1000 en 1000)

Transformation 'log²'.

$n\ 10^{-3}$	10	20	30	40	50	60	70	80	90
0	16,0	18,5	20,0	21,2	22,1	22,8	23,5	24,0	24,5
1	16,3	18,7	20,2	21,3	22,2	22,9	23,5	24,1	24,6
2	16,6	18,9	20,3	21,4	22,2	23,0	23,6	24,1	24,6
3	16,9	19,0	20,4	21,5	22,3	23,0	23,7	24,2	24,7
4	17,2	19,2	20,5	21,6	22,4	23,1	23,7	24,2	24,7
5	17,4	19,3	20,6	21,7	22,5	23,2	23,8	24,3	24,8
6	17,7	19,5	20,8	21,7	22,5	23,2	23,8	24,3	24,8
7	17,9	19,6	20,9	21,8	22,6	23,3	23,9	24,4	24,9
8	18,1	19,8	21,0	21,9	22,7	23,4	23,9	24,4	24,9
9	18,3	19,9	21,1	22,0	22,8	23,4	24,0	24,5	25,0

TABLEAU VIII (100 000 à 990 000, de 10 000 en 10 000)

$n\ 10^{-3}$	100	200	300	400	500	600	700	800	900
00	25,0	28,1	30,0	31,4	32,5	33,4	34,2	34,8	35,5
10	25,4	28,3	30,2	31,5	32,6	33,5	34,2	34,9	35,5
20	25,8	28,5	30,3	31,6	32,7	33,6	34,3	35,0	35,6
30	26,2	28,7	30,5	31,7	32,8	33,6	34,4	35,0	35,6
40	26,5	28,9	30,6	31,8	32,9	33,7	34,5	35,1	35,7
50	26,8	29,1	30,7	32,0	33,0	33,8	34,6	35,2	35,7
60	27,1	29,3	30,9	32,1	33,0	33,9	34,6	35,2	35,8
70	27,4	29,5	31,0	32,2	33,1	33,9	34,7	35,3	35,8
80	27,6	29,7	31,1	32,3	33,2	34,0	34,7	35,3	35,9
90	27,9	29,8	31,3	32,4	33,3	34,1	34,8	35,4	35,9
								1 000 000 → 36,0	

Bibliographie

Barnes, H. & S. M. Marshall, 1951. On the variability of replicate plankton hauls and some applications of contagious series to the statistical distribution of catches over restricted periods. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, Vol. 30, pp. 233–263.

Bartlett, M. S., 1937. Properties of sufficiency and statistical tests. *Proc. R. Soc., A*, Vol. 160, pp. 268–282.

Cassie, R. M., 1962. Frequency distribution models in the ecology of plankton and other organisms. *J. Anim. Ecol.*, Vol. 31, pp. 62–92.

Cassie, R. M., 1963. Microdistribution of plankton. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, Vol. 1, pp. 223–252.

Comita, G. W. & J. J. Comita, 1957. The internal distribution patterns of Calanoids Copepods, and a description of a modified Clarks-Bumpus plankton sampler. *Limnol. Oceanogr.* Vol. 2, pp. 321–336.

Dagnelie, P., 1969–1970. *Théorie et méthodes statistiques.* 2 Vols. J. Duculot, Gembloux, Belgique.

Fisher, R. A., 1954. Statistical methods for research workers. Oliver and Boyd, London, 356 pp.

Frontier, S., 1969. Sur une méthode d'analyse faunistique rapide du zooplancton. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, Vol. 3, pp. 18–26.

Frontier, S., 1971. Zooplancton d'une baie eutrophique tropicale. 5) Étude statistique de la microdispersion. *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy-Bé*, No. 24, pp. 55–95, 12 pl., multigr.

Frontier, S., 1972. Calcul de l'erreur sur un comptage de zooplancton. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, Vol. 8, pp. 121–132.

Ibanez, F., 1971. Effet de la transformation des données dans l'analyse factorielle en écologie planctonique. *Cah. océanogr.*, T. 23, pp. 545–561.

Kendall, M. G. & A. Stuart, 1963–1968. *The advanced theory of statistics*, 3 Vols. Griffin, London.

Margalef, R., 1969. Estiodios sobre la distribución del fitoplancton marino. *Mem. real. Acad. Cienc. Artes Barcelona*, T. 40, pp. 3–22.

Platt, T., 1972. Local phytoplankton abundance and turbulence. *Deep-Sea Res.*, Vol. 19, pp. 183–187.

Taylor, L. R., 1961. Aggregation, variance and the mean. *Nature Lond.*, Vol. 189, pp. 732–735.

Wiebe, P. H., 1970. Small scale spatial distributions in oceanic zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 15, pp. 205–217.

4 - PRECISIONS SUR LA VARIATION DE LA VARIANCE EN FONCTION DE L'ECHELLE D'OBSERVATION.

Nous avons mis en évidence dans le paragraphe précédent une augmentation générale de la variance lorsque l'espacement des récoltes augmente. Cette règle est conforme à l'intuition puisque l'espacement des récoltes dans un échantillonnage introduit de nouvelles causes de variation ; il a paru intéressant, en dépit du petit nombre de données disponibles, de préciser la loi d'augmentation de la variance en fonction de la distance moyenne entre les échantillons, ou - ce qui revient au même - en fonction de la surface échantillonnée.

La méthode employée est une décomposition de la variance dérivée de celle réalisée par l'analyse séquentielle des observations continues ou très serrées. Un calcul de ce dernier type est donné par PLATT (1970, 1972), à partir d'une radiale comportant de nombreuses observations équidistantes de teneur en chlorophylle de l'eau de mer. L'analyse consiste à calculer d'abord l'autocovariance de la variable aléatoire X, dans la série de m observations, c'est à dire la fonction

$$R_x(\lambda) = \frac{m}{m-\lambda} \sum_{t=1}^{m-\lambda} X(t).X(t+\lambda)$$

où t est le numéro d'ordre de l'échantillon et λ le "pas" c'est à dire le décalage imposé à la variable dans sa comparaison à elle-même. Puis on réalise le spectre de puissance de l'autocovariance, qui est l'analyse harmonique de la fonction de λ. On montre que ce spectre équivaut à une analyse de la variance généralisée, dans laquelle la variance totale est partitionnée suivant les différentes valeurs de λ (si la série d'observation était continue, on obtiendrait une distribution continue de la variance, suivant la distance entre points comparés).

Le spectre de variance fournit les variations de $\Delta\sigma^2/\Delta N$ en fonction de N, où $N = k/\lambda$, en unités arbitraires, a les dimensions d'une fréquence. L'auteur obtient, en échelle log-log, un nuage de points sensiblement aligné suivant une pente égale à -5/3. Or cette valeur caractérise, d'après les considérations théoriques de KOLMOGOROV (1941) un processus turbulent en milieu isotrope, c'est à dire en l'absence de gradient. L'auteur en déduit l'hypothèse que la variabilité observée ne traduit autre chose que la dispersion des particules (cellules végétales) au sein d'un liquide en état de mélange turbulent - isotrope à l'échelle d'observation adoptée.

Nous ne disposons pas de série d'observations suffisamment serrées et étendues pour réaliser une analyse séquentielle. Néanmoins l'expérience du "Carré magique" nous fournit des valeurs de variance pour trois ordres de grandeur de l'espace échantillonné : carré de 7 milles de côté (niveau A),

carré de 1 mille (niveau B), espace sur lequel le navire a dérivé au cours des quatre récoltes successives en chaque "station" (niveau C). Nous allons tenter de relier l'augmentation de variance de C à B puis de B à A, à l'augmentation de la distance moyenne entre prélèvements. Evaluant l'ordre de grandeur de la distance entre récoltes au niveau C à 0,05 milles, si l'on assigne la valeur 1 à la "fréquence" du niveau B, celle du niveau A est égale à 0,14 et celle du niveau C à 20. On peut alors construire sur le graphique ($\log \Delta\sigma^2/\Delta N$; $\log N$), pour chaque catégorie zoologique, deux points, l'un correspondant à l'augmentation de variance et de distance entre prélèvements de A à B, l'autre de B à C.

Il reste à partitionner la variance suivant les trois niveaux. Nous avons ici un modèle d'analyse de la variance à trois critères de classification entièrement hiérarchisés. Rappelons le principe de la décomposition de la variance dans cette situation.

Le modèle général à trois critères est de la forme :

$$X_{ijkl} - \overline{X}_{....} = A_i + B_j + C_k + D_{ij} + E_{ik} + F_{jk} + G_{ijk} + \varepsilon_{ijkl}$$

où $\overline{X}_{....}$ est la moyenne générale ;

X_{ijkl} l'observation ;

A_i, B_j, C_k, les "effets" des facteurs A, B, C (dans leurs modalités respectives i, j et k) ;

les quantités doublement indicées, les interactions des facteurs deux à deux ;

G_{ijk} l'interaction des trois facteurs ;

ε_{ijkl} le terme résiduel de la $l^{ième}$ replication dans la circonstance (i,j,k)

Dans l'exemple traité, il n'y a pas de replication au niveau C, de sorte que l'interaction triple est indiscernable du résidu. D'autre part, le modèle étant entièrement hiérarchisé, il n'y a pas lieu de distinguer l'action de B pour A fixé (interaction) et l'action de B indépendamment de A (il n'y a en effet pas de sens à comparer entre elles les stations nº1 des quatre carrés de 1 mille, puis les station nº2, etc...) : il n'y a donc qu'un facteur B/A. Pour une raison analogue, il n'y a qu'un facteur C/B/A. Le modèle s'en trouve simplifié : on écrit

$$X_{ijk} - \overline{X}_{...} = A_i + B_{ij} + C_{ijk} \qquad (*)$$

La décomposition de la variance se fait dès lors à partir de l'identité :

$$X_{ijk} - \overline{X}_{...} = (\overline{X}_{i..} - \overline{X}_{...}) + (\overline{X}_{ij.} - \overline{X}_{i..}) + (X_{ijk} - \overline{X}_{ij.})$$

dont on déduit, puisqu'il y a orthogonalité, et si n, p, q sont le nombre

---

(*) Il reviendrait au même de considérer le modèle comme hiérarchisé à deux niveaux avec replication au niveau C, le terme C_{ijk} étant alors le terme résiduel.

de modalités des facteurs A, B et C :

$$\sum_{ijk}(X_{ijk}-\overline{X}_{...})^2 = pq\sum_i(\overline{X}_{i..}-\overline{X}_{...})^2 + q\sum_{ij}(\overline{X}_{ij.}-\overline{X}_{i..})^2 + \sum_{ijk}(X_{ijk}-\overline{X}_{ij.})^2$$

termes qui, divisés par les nombres de degrés de liberté respectifs :

$npq-1$	$n-1$	$n(p-1)$	$np(q-1)$

donnent les estimations des variances :

V_T	V_A	$V_{B/A}$	$V_{C/B/A}$

La partition de la somme des carrés peut donc s'écrire (en simplifiant l'indiciation des variances) :

$$(npq-1)V_T = pq(n-1)V_A + nq(p-1)V_B + np(q-1)V_C \quad .$$

Cependant cette partition ne rend pas compte rigoureusement de la séparation des niveaux A, B et C. L'estimation V_B, par exemple, exprime l'effet du facteur B <u>et</u>, puisqu'elle est calculée à partir des moyennes $\overline{X}_{ij.}$, de la variabilité de ces moyennes ; cette dernière variabilité est fonction de la variance au niveau C. Plus précisément, les espérances mathématiques des trois termes de la décomposition précédente sont les suivantes :

$$\mathcal{E}(V_A) = \sigma_C^2 + q\sigma_B^2 + pq\,\sigma_A^2$$

$$\mathcal{E}(V_B) = \sigma_C^2 + q\sigma_B^2$$

$$\mathcal{E}(V_C) = \sigma_C^2$$

où σ_A^2, σ_B^2, σ_C^2 sont les variances réelles des effets de A, B et C (le modèle est en effet entièrement aléatoire). Nous adopterons une partition différente, qui respecte l'indépendance des trois facteurs, à savoir :

$$(npq-1)V_T = \Big[np(q-1)+nq(p-1)+pq(n-1)\Big]V_C + q\Big[n(p-1)+p(n-1)\Big](V_B-V_C)+pq(n-1)(V_A-V_B).$$

Les espérances mathématiques des trois termes sont alors égales, aux coefficients respectifs près, aux variances des effets des trois niveaux.

Dans l'expérience du "Carré magique", nous avons $n = p = q = 4$, d'où :

$$V_T = \frac{144}{63}V_C + \frac{96}{63}(V_B - V_C) + \frac{48}{63}(V_A - V_B)$$

Les différences entre termes successifs nous fournissent les augmentations de la variance lorsqu'on passe du niveau C au niveau B, puis du niveau B au niveau A. Les résultats sont portés sur la figure 67. Sur les 11 cas considérés, 4 montrent, du fait des fluctuations aléatoires, des valeurs $V_B < V_C$ ou $V_A < V_B$, ce qui conduirait à adopter des termes négatifs dans la seconde partition de la variance. Parmi les 7 catégories zoologiques restantes, 4 donnent une pente assez voisine de -5/3, deux (<u>Creseis acicula</u> et <u>Sagitta</u> autres qu'<u>enflata</u>) une pente négative nettement supérieure à -5/3, une

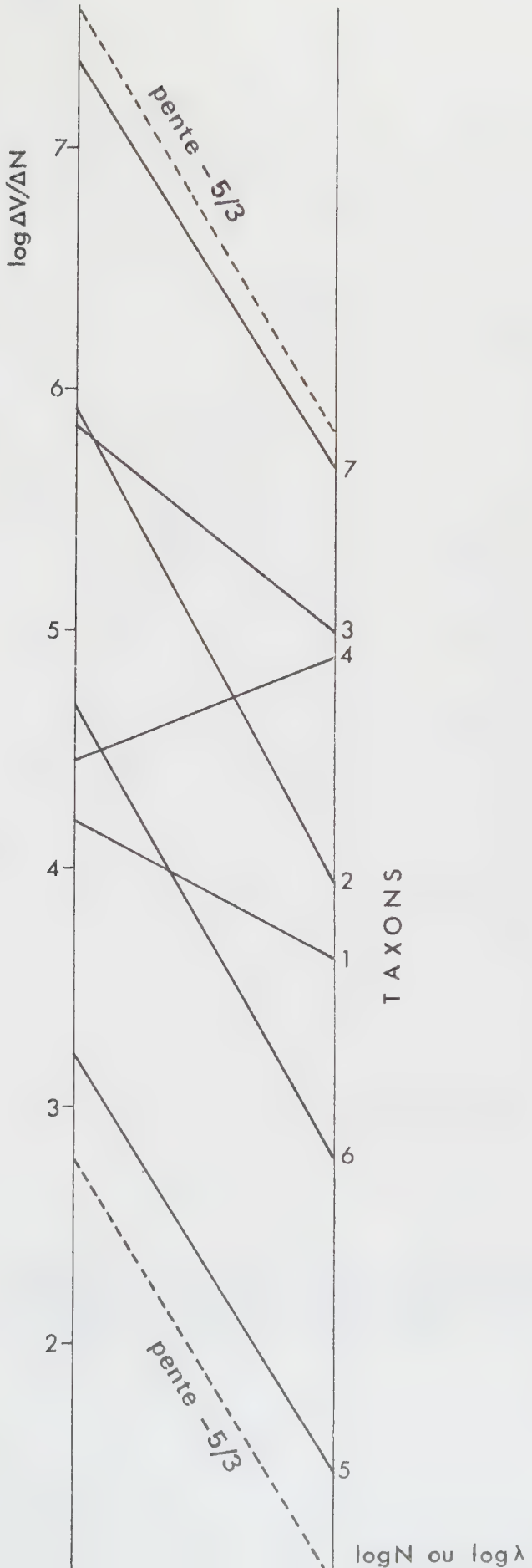


Figure 67 - Augmentation de la variance en fonction de la distance entre récoltes (λ) ou de son inverse ("fréquence" N) ; échelle log-log. Expérience du "Carré magique".

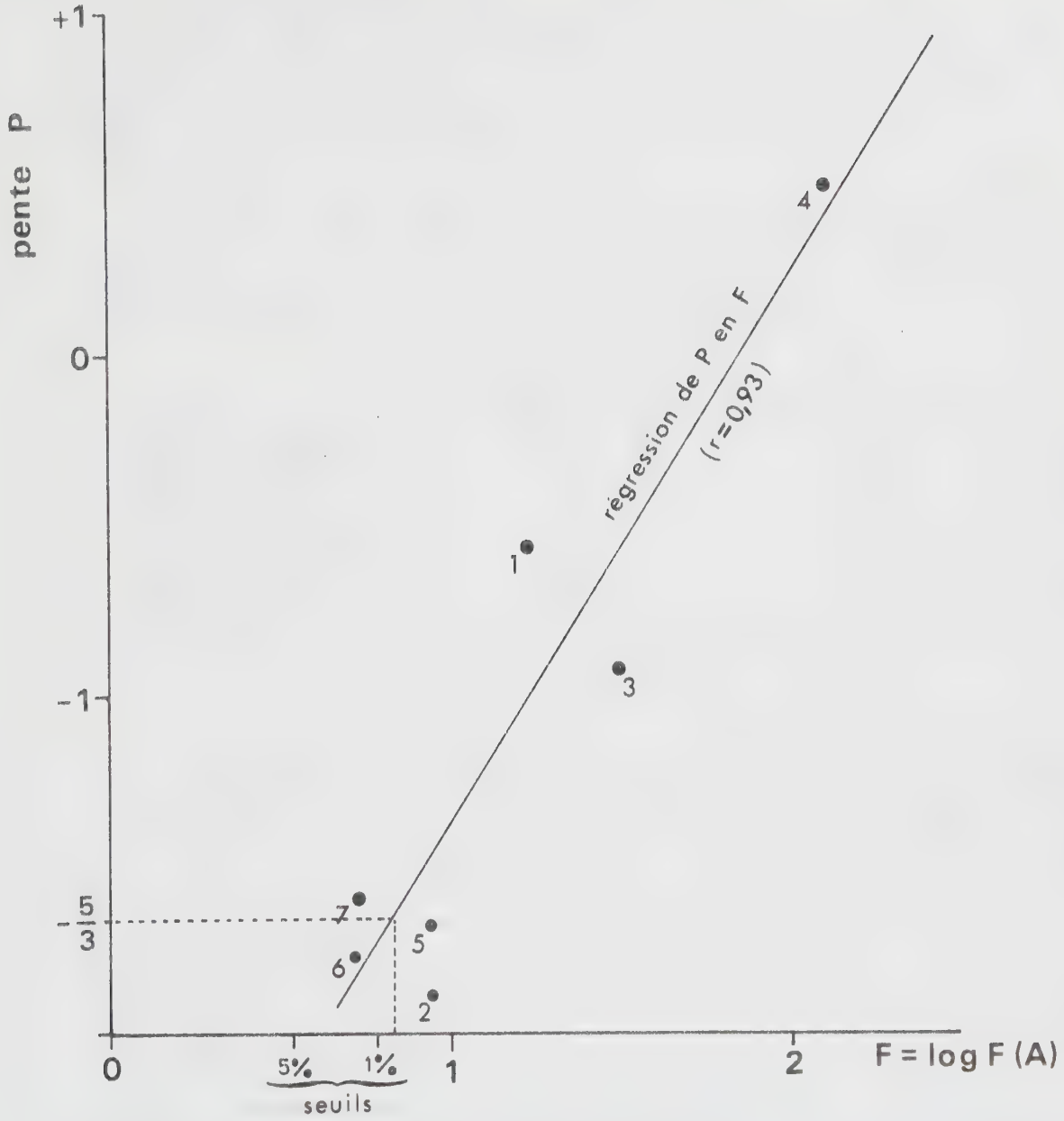


Figure 68 - Pentes du graphique précédent, en fonction de la valeur du F de Snedecor appliqué au facteur A (carré de 7 milles) testé par rapport au facteur B (carrés de 1 mille) - 3 et 12 DL.

enfin (Penilia avirostris) une pente positive.

On vérifie immédiatement que les trois derniers taxons présentent sur la zone couverte par le quadrillage un gradient de répartition côte-large, alors que les quatre premiers ne montrent aucun gradient net. Nous pouvons préciser cette coincidence en testant l'existence d'un facteur "répartition" significatif, au moyen d'un test F de Snedecor appliqué

- avec 3 et 12 degrés de liberté pour l'influence de la position au niveau A,
- avec 12 et 48 degrés de liberté pour l'influence de la position au niveau B,

les variables étant cette fois normalisées au moyen de la transformation $\log^2$ établie précédemment. On trouve les valeurs suivantes :

	pente sur le graphique fig. 67	F(A)	F(B)
1 - Creseis acicula *	-0,56	16,6	1,4
2 - Sagitta enflata	-1,86	8,8	5,6
3 - Sagitta "autres" *	-0.92	32,8	1,5
4 - Penilia avirostris **	+0,51	124	1,8
5 - Evadne tergestina	-1,68	8,7	2,1
6 - Lucifer hanseni (mysis)	-1,78	5,1	4,3
7 - Copépodes	-1,60	5,2	2,4

(les * indiquent les forts gradients d'abondance)

Le niveau B (testé par rapport à la variabilité au niveau C) se révèle significatif au risque 1 ou 5% pour les quatre catégories présentant une statistique voisine de celle de la turbulence, et non significatif pour les trois autres. Le niveau A (testé par rapport à la variabilité au niveau B) se montre toujours significatif, mais ne fournit de très grandes valeurs de F que pour les trois taxa présentant un gradient d'abondance, et surtout pour Penilia avirostris, qui montre le gradient le plus accusé. Nous avons porté sur la figure 68 : en abscisses, les valeurs trouvées pour F(A) en échelle logarithmique ; en ordonnées, la pente obtenue pour la même catégorie dans le graphique précédent. On constate une très forte corrélation (r = 0,93). la droite de régression de la "pente" en "log F(A)" passe très près du point correspondant d'une part à une pente de -5/3, d'autre part au seuil de signification au risque 1% pour F(A). Cette coincidence suggère l'hypothèse suivante : la statistique de la turbulence est réalisée dès que le gradient de répartition, à l'échelle de la surface marine couverte, cesse d'être statistiquement discernable. La variation au niveau B est significative pour les espèces qui ne présentaient pas de variation significative au niveau A : il apparaît une fois de plus que les caractères de variabilité diffèrent suivant l'échelle d'observation ; malheureusement nous ne disposons pas de données à un niveau inférieur à C, de sorte nous ne pouvons nous référer à la turbulence à cette échelle.

Si incomplètes que soient les observations, et si hasardeuse l'hypothèse fondée sur un si petit nombre de points expérimentaux (*), cette hypothèse

(*) La précision de la loi, peu en rapport avec la précision à laquelle sont accoutumés les écologistes statisticiens, vient de ce qu'il s'agit - si l'hypothèse est justifiée - d'un phénomène physique.

est très suggestive, et nous allons en considérer les implications.

Si les mouvements de l'eau aboutissaient à un mélange statistiquement "homogène", il en résulterait une dispersion au hasard des particules en suspension, quelle que soit leur répartition originelle ; les écarts par rapport à la loi, ne pouvant qu'avoir une signification écologique ou biologique, seraient testés par rapport aux lois statistiques classiques (loi de Poisson en l'occurence).

Or la diffusion turbulente, quelle que soit l'échelle à laquelle elle est considérée, donne une probabilité non négligeable à des déviations hautement improbables du point de vue de la diffusion simple. Il existe donc un intervalle de variations, improbables dans le cadre de la diffusion simple, probables dans le cas de la diffusion turbulente, grâce auquel peuvent apparaître des structures remarquables, dessinables ("patterns"), et sans signification autre qu'hydrodynamique. La significativité bio-écologique ne peut alors être affirmée qu'au delà d'un deuxième seuil statistique, celui des variations improbables dans le cadre de la turbulence. La coincidence représentée à la figure 68 , si des observations futures la confirment, démontrera que ce seuil correspond à celui de la statistique classique après transformation $\log^2$ sur les effectifs d'organismes planctoniques. Dès lors, il y aura lieu de penser que les courbes empiriques par lesquelles nous avons axé les nuages de points des diagrammes moyennes-variances (figures 4, 7, 8, 10 de l'article inséré en § 3) décrivent les lois de distribution des densités de particules en suspension au sein d'un liquide en état de mélange turbulent.

La référence à la situation "moyenne" que représente chacune de ces courbes axiales remplace alors la référence à la loi de Poisson dans une nouvelle définition de la surdispersion et de la sous-dispersion : une sur- ou sous-dispersion significatives seront affirmées seulement pour les points situés en dehors des domaines de confiance établis comme sur les figures 4 et 8 de l'article cité (domaines se rapportant au risque 5%, et dont nous avions noté qu'ils excluaient beaucoup plus de 5% des points observés).

5 - ANALYSES EN COMPOSANTES PRINCIPALES DES DONNEES PLANCTOLOGIQUES RECUEILLIES LORS DES QUADRILLAGES DE LA BAIE D'AMBARO.

Nous exposerons ici l'état actuel d'un travail en cours, exécuté en collaboration avec F. IBANEZ (Station Zoologique de Villefranche sur Mer).

Nous avons tenté d'analyser par la méthode des composantes principales un ensemble de dénombrements d'organismes planctoniques, résultant du dépouillement des vingt quadrillages de la baie d'Ambaro exécutés entre novembre 1968 et décembre 1969 (cf. Deuxième Partie, § 1 E). Les résultats des dénombrements ont déjà été largement utilisés pour la desciption du peuplement planctonique (Troisième Partie) ; ils nous ont, en particulier, servi à déterminer les fluctuations d'abondance de nombreux taxons sur l'ensemble

de la baie, après intégration de la microrépartition selon la méthode exposée à la Deuxième Partie, § 3-2. Rappelons que la baie était quadrillée par un réseau de 44 stations distantes de 1 à 5 milles (carte figure 22), en chacune desquelles était réalisé un trait oblique fond-surface du filet "Clarke-Bumpus". Les effectifs d'organismes planctoniques étaient ramenés à 10 m^3 d'eau filtrée (volume du même ordre de grandeur que le volume réellement filtré) avant tout traitement.

Les analyses en composantes principales portent sur les dénombrements des 20 taxons indépendants suivants :

1 - Evadne tergestina
2 - Penilia avirostris
3 - Copépodes
4 - Hyperia spp.
5 - Creseis acicula
6 - Creseis chierchiae
7 - Atlanta gaudichaudi
8 - Cténaires (Cydippoïdes)
9 - Salpes
10 - Dolioles
11 - oeufs d'Engraulidae
12 - Lucifer hanseni, protozoés
13 - - , immatures
14 - - , adultes
15 - Lucifer chacei et penicillifer, protozoés
16 - Lucifer spp., mysis
17 - Lucifer penicillifer, immatures
18 - - , adultes
19 - Lucifer chacei, immatures
20 - - , adultes

Nous avons pris soin d'éliminer de l'analyse les variables présentant un grand nombre de valeurs nulles. Certains taxons ont ainsi été éliminés de quelques quadrillages, ramenant le nombre des variables à 19 ou 18.

Nous n'exposerons pas le principe de l'analyse des composantes principales, aujourd'hui bien connue des écologistes, mais décrirons simplement quelques étapes du travail.

5-1 - Normalisation des variables. Nous avons montré (§ 3) que la normalisation des variables aléatoires, que constituent les effectifs d'organismes planctoniques dans un volume d'eau fixé, était obtenue par transformation de la forme $\log^p(x+1)$, où p est un paramètre lié à l'hétérogénéité des conditions d'échantillonnage, en particulier à la taille de la surface marine échantillonnée. On peut prendre p = 2 si cette dernière est de l'ordre de 0,001 à 0,01 mille carré, et le paramètre tend vers 1 quand la surface augmente : les distributions deviennent lognormales.

Les données analysées ici par la méthode des composantes principales doivent correspondre à ce dernier cas, puisque l'échantillonnage comprend 44 stations dispersées sur 800 km^2. Nous le vérifions en mesurant, au moyen

du X^2 de Bartlett, l'hétérogénéité des variances sur l'ensemble des 20 taxons de l'analyse, pour diverses valeurs de p. Ce X^2 est une fonction continue de p, dont quelques points permettent de tracer l'allure dans l'intervalles des valeurs utilisées du paramètre. On obtient un ensemble de courbes à minimum ; celui-ci est diversement placé puisque chaque courbe est établie à partir de 44 points-observations, donc comporte un élément fortuit. Néanmoins ces minima sont voisins, et nous donnons à la figure 69 les enveloppes inférieure et supérieure de l'ensemble des 20 courbes, ainsi que la courbe moyenne. Le minimum de cette dernière correspond à une valeur de p comprise entre 3/4 et 1 ; pour simplifier, nous prendrons p = 1, et adopterons donc la transformation logarithmique. Nous avons situé sur le même graphique, à titre indicatif, l'effet des transformations $\sqrt[3]{x}$ et Arsh$\sqrt{x}$: la première se révèle plus mauvaise que la transformation $\log^2$; la seconde paraît très légèrement meilleure que celle correspondant au X^2 minimum pour la famille "$\log^p$" ; néanmoins, pour des raisons de simplicité de calcul, nous nous en tenons à la transformation log.

5-2 - Valeurs et vecteurs propres ; détermination du nombre de vecteurs "significatifs". L'analyse effectuée après transformation log sur les 20 variables fournit les valeurs propres portées sur la figure 70 (courbes B1 à B20), dont on déduit les pourcentages de variance totale extraits par les 20 vecteurs. Les pourcentages cumulés de variance totale réalisés par les trois premiers vecteurs propres sont donnés dans le tableau IV.

T A B L E A U I V

quadrillages	λ_1	$+\lambda_2$	$+\lambda_3$
1 (7/11/68)	39	52	63
2 (10/12/68)	37	51	56
3 (17/12/68)	37	52	60
4 (27/12/68)	42	54	61
5 (4/ 1/69)	40	53	62
6 (14/ 1/69)	40	54	63
7 (4/ 2/69)	41	52	62
8 (27/ 2/69)	33	48	53
9 (21/ 3/69)	41	60	69
10 (15/ 4/69)	39	60	67
11 (13/ 5/69)	33	51	62
12 (28/ 5/69)	40	55	65
13 (17/ 6/69)	40	51	59
14 (15/ 7/69)	35	50	60
15 (4/ 8/69)	36	49	58
16 (22/ 9/69)	34	51	62
17 (15/10/69)	41	52	61
18 (5/11/69)	36	47	56
19 (25/11/69)	33	48	56
20 (12/12/69)	43	53	61

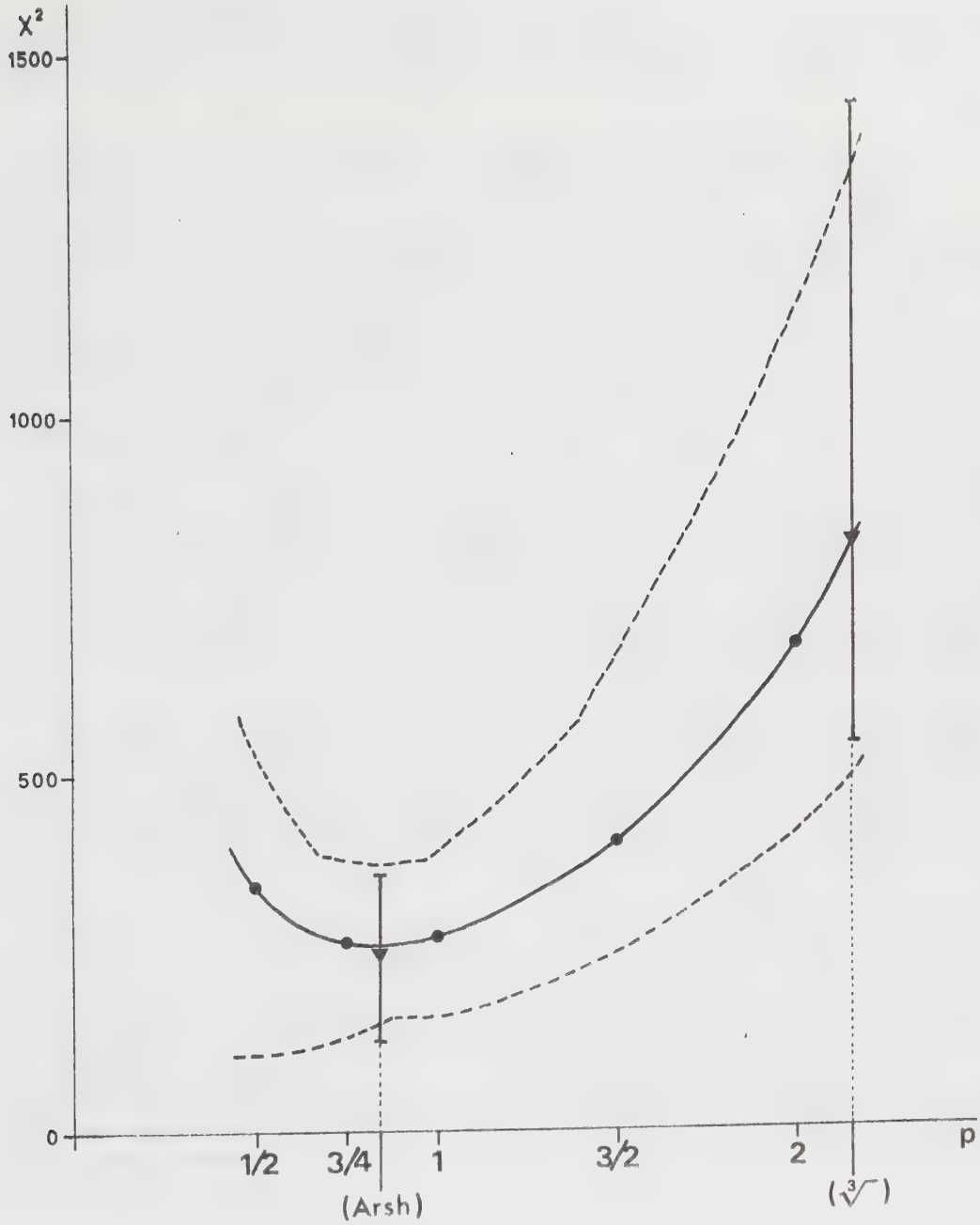


Figure 69 - Variations du X^2 de BARTLETT (test d'homogénéité de la variance) après transformation $\log^p$, en fonction de p. Le X^2 est appliqué à l'ensemble des variances des taxons lors de chaque quadrillage de la baie de la baie d'Ambaro. Les 20 courbes ne sont pas représentées, mais seulement les enveloppes supérieure et inférieure (trait interrompu) et la courbe moyenne (trait plein). Nous avons situé également les effets des transformations $\sqrt[3]{\ }$ et Arsh$\sqrt{\ }$.

On constate donc une certaine variabilité, sans rapport avec la succession saisonnière. Les pourcentages moyens sont respectivement 38, 52 et 61%.

On admet (c'est l'hypothèse fondamentale de l'analyse factorielle) que les premiers vecteurs propres, qui rendent compte par construction de la plus grande partie des corrélations entre variables initiales, représentent l'influence de "facteurs" indépendants agissant sur l'ensemble des variables, et que les derniers vecteurs sont sans signification et décrivent le bruit de fond. Mais il n'existe aucun algorithme rigoureux et satisfaisant permettant de décider du nombre de vecteurs "significatifs". Plutôt que déterminer ce nombre, comme il est d'usage, a posteriori et en se fondant sur l' "évidence" de l'interprétation des axes, nous avons imaginé deux tests empiriques :

1º) Test "ε" (IBANEZ, 1973b). On introduit une vingt-et-unième variable à valeurs calculées, pour chaque observation, à partir d'une table de nombres au hasard, et on refait l'analyse. La nouvelle variable ne se trouve bien exprimée qu'à partir d'un certain vecteur propre. On admet que ce dernier n'exprime que le hasard ; dès lors, il est légitime de considérer que seuls les vecteurs propres de rang inférieur peuvent avoir une signification.

2º) Test du "bâton brisé" (non publié). On compare la répartition de la variance totale entre les 20 vecteurs propres, non pas à une équirépartition (extrêmement improbable), mais à la répartition moyenne dans un partage au hasard d'une quantité fixe en 20 termes classés par ordre décroissant. C'est le problème classique du "bâton brisé". Rappelons-en ici la solution.

Divisons un segment de longueur 1 en S parties à l'aide de S-1 points au hasard, puis rangeons les segments obtenus par ordre de longueurs décroissantes $l_1, l_2, \ldots, l_s$. L'opération de classement étant effectuée après chaque tirage, la répartition moyenne n'est pas uniforme (le segment nº1 est toujours le plus grand etc...) ; on la détermine grâce à un changement de variables, en remplaçant dans le raisonnement les longueurs des segments, qui sont classées, par les différences entre segments successifs, qui ne sont pas classées.

Posons
$$\begin{cases} d_0 = l_s \\ d_1 = l_{s-1} - l_s \\ d_2 = l_{s-2} - l_{s-1} \\ \vdots \\ d_{s-1} = l_2 - l_1 \end{cases}$$
d'où
$$\begin{cases} l_s = d_0 \\ l_{s-1} = d_0 + d_1 \\ l_{s-2} = d_0 + d_1 + d_2 \\ \vdots \\ l_1 = d_0 + d_1 + \ldots + d_{s-1} \end{cases}$$

En sommant membre à membre les égalités de droite on obtient :

$$1 = Sd_0 + (S-1)d_1 + (S-2)d_2 + \ldots + d_{s-1}$$

Le segment de longueur 1 est ainsi divisé maintenant en S parties de longueurs $(S-i)d_i$, non classées, avec comme seule contrainte $\sum_i (S-i)d_i = 1$; l'espérance

Figure 70 - Analyses en composantes principales des quadrillages de la baie d'Ambaro.
Trait plein : décroissance des valeurs propres.
Pointillé : décroissance moyenne suivant le modèle aléatoire du "bâton brisé".

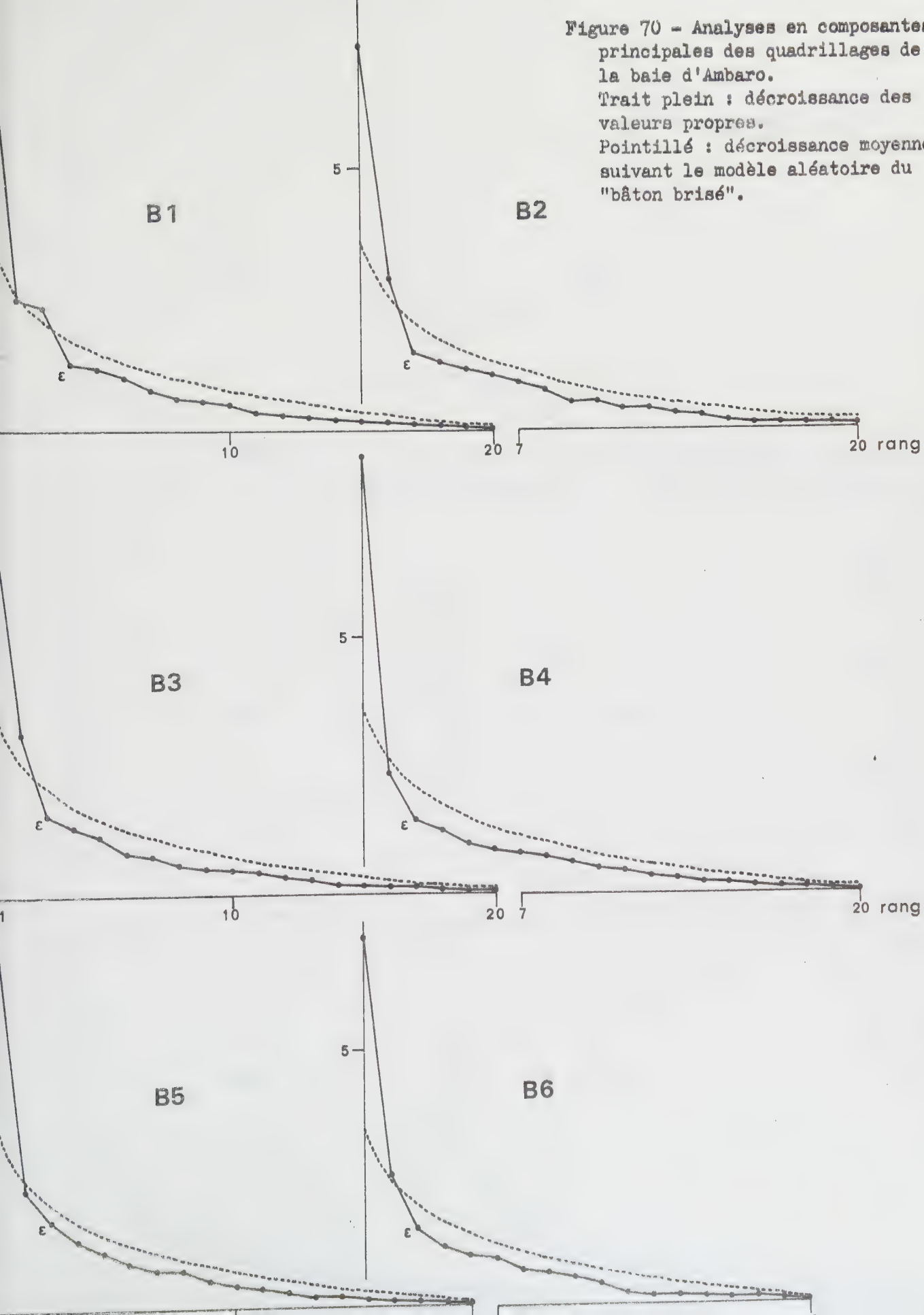


Figure 70 (suite)

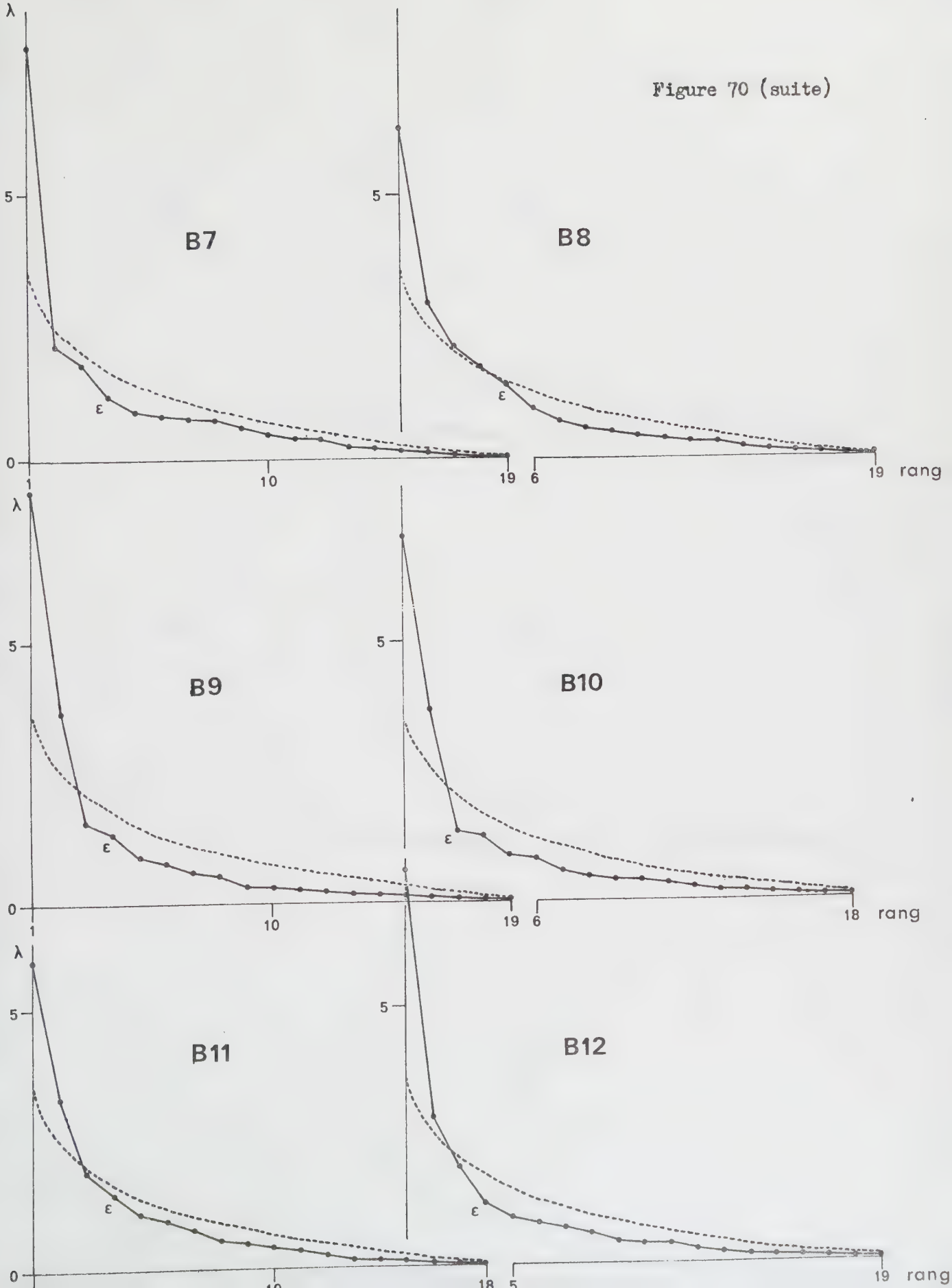


Figure 70 (suite)

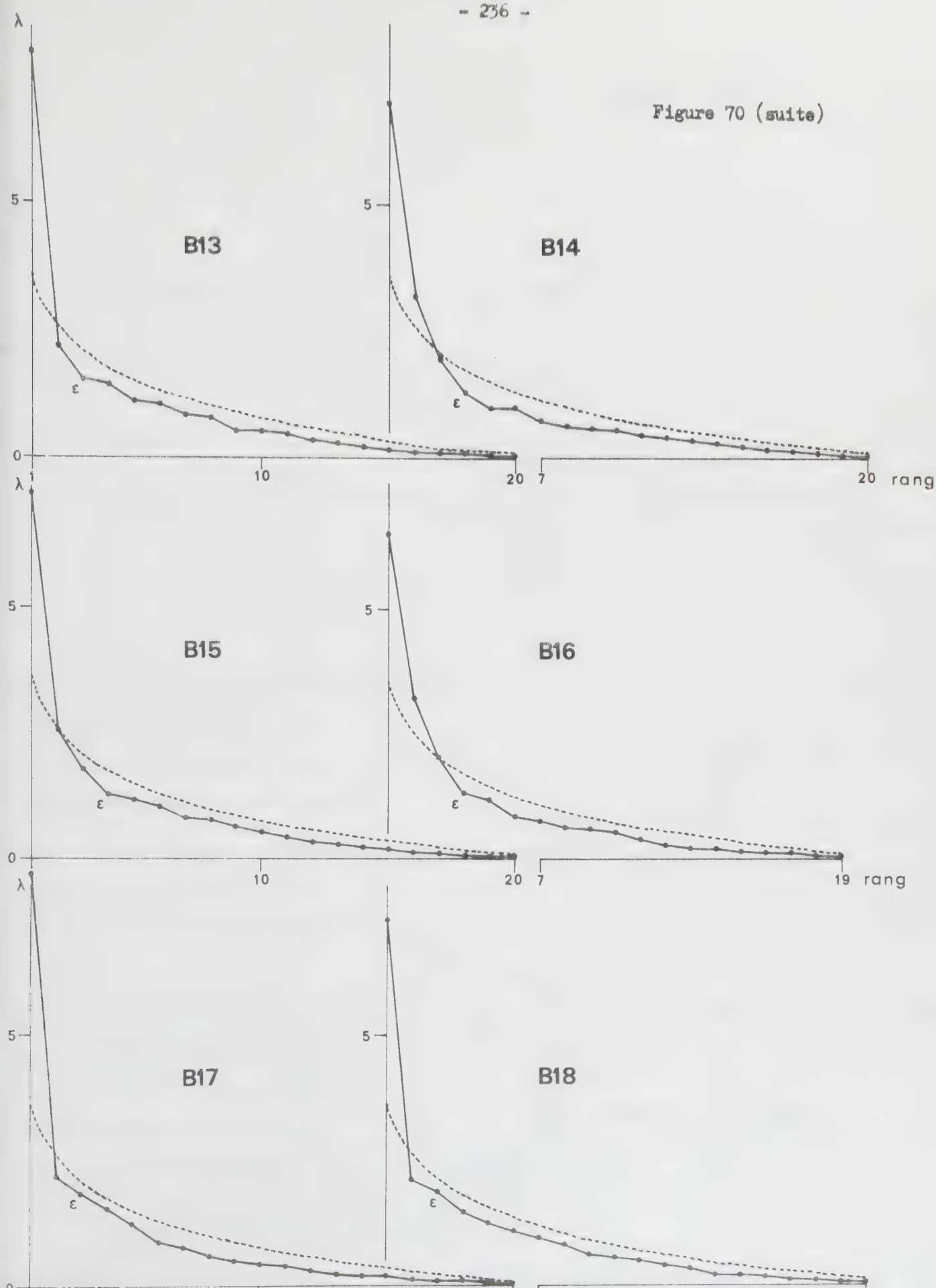


Figure 70 (suite)

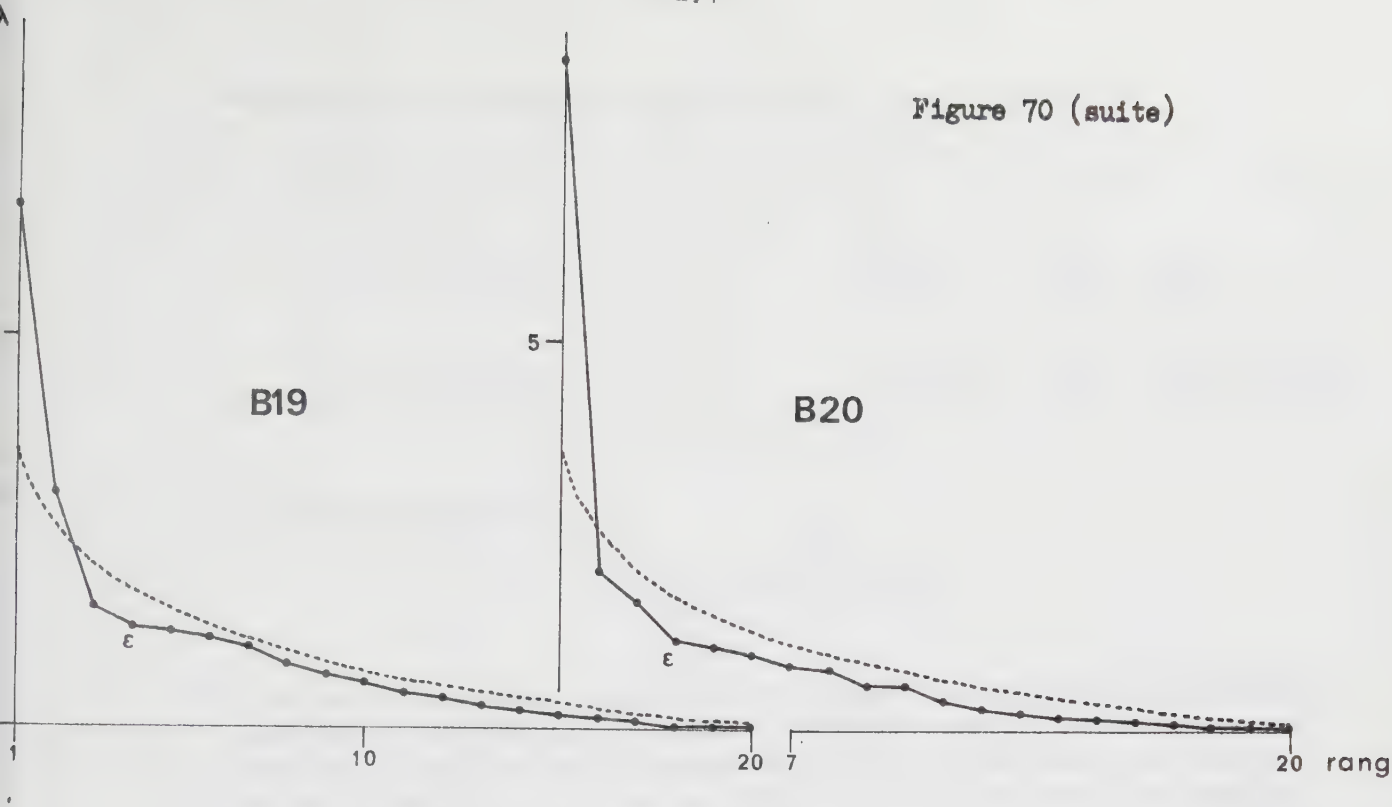
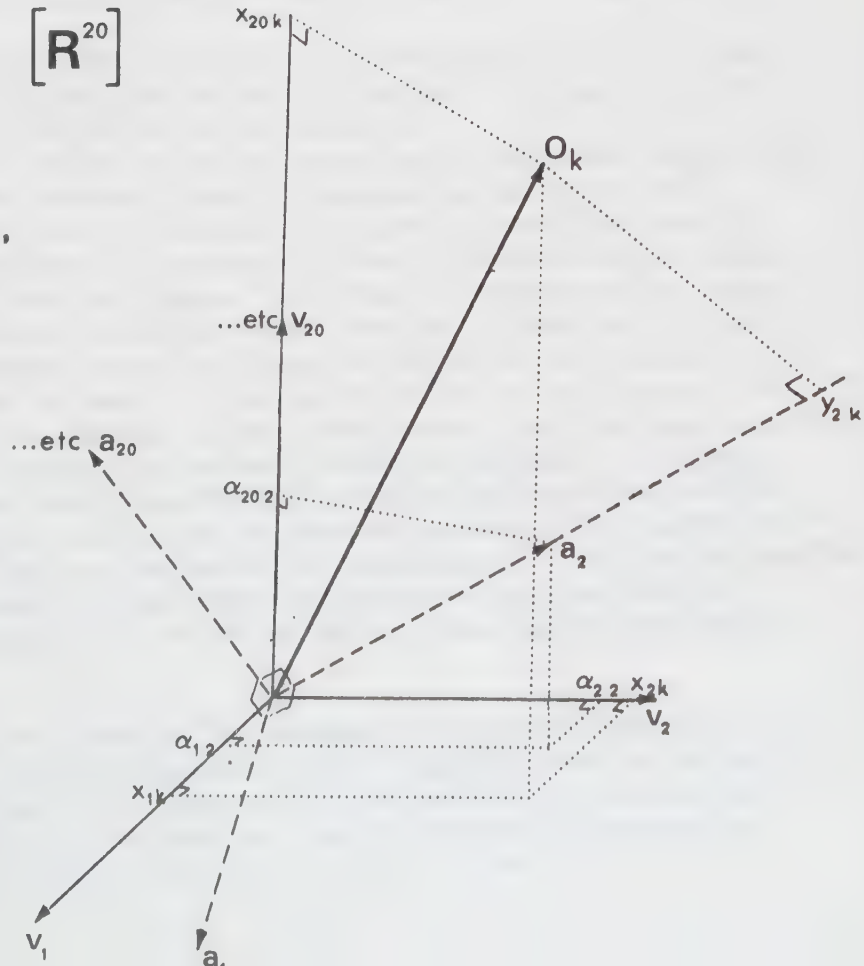


Figure 71 - Représentation <u>symbolique</u> du changement de base correspondant à l'analyse en composantes principales.
v_i : variables initiales (base orthonormée par choix de métrique, i = 1 à 20)
a_j : vecteurs propres normés à 1 (base orthonormée par construction, j = 1 à 20)
O_k (k = 1 à 44) : vecteur-observation.
x_{ik}, y_{jk} : coordonnées de O_k dans la première et la 2e base
α_{ij} : coordonnées des vecteurs propres dans la première base.
Les y_{jk} (j = 1 et 2) sont cartographiés fig.71-73 ; les α_{ij} (j = 1 à 3) sont donnés au tableau VI.



mathématique de chacune d'elles est donc 1/S ; on en déduit :

$$\mathcal{E}(d_0) = \frac{1}{S^2} \qquad \text{d'où} \qquad \mathcal{E}(l_s) = \frac{1}{S^2}$$

$$\mathcal{E}(d_1) = \frac{1}{S(S-1)} \qquad \mathcal{E}(l_{s-1}) = \frac{1}{S^2} + \frac{1}{S(S-1)}$$

$$\mathcal{E}(d_2) = \frac{1}{S(S-2)} \qquad \mathcal{E}(l_{s-2}) = \frac{1}{S^2} + \frac{1}{S(S-1)} + \frac{1}{S(S-2)}$$

$$\vdots \qquad\qquad \vdots$$

et plus généralement :

$$\mathcal{E}(l_j) = \frac{1}{S} \sum_{i=0}^{S-j} \frac{1}{j+i}$$

La situation que nous voulons tester comprend, au terme de l'analyse des composantes principales, la répartition d'une variance totale égale à S entre S vecteurs propres ; les termes respectifs sont égaux aux valeurs propres λ_j de la matrice des coefficients de corrélation. Nous comparons la décroissance de ces termes, rangés par ordre décroissant, à la décroissance des termes calculés à l'aide de la formule précédente, évidemment égaux à $\sum_{i=0}^{S-j} \frac{1}{i+j}$ puisque la quantité fixe est S et non plus 1. Les termes calculés sont donnés dans le tableau V, pour S variant de 2 à 20, et la décroissance conforme au modèle du "bâton brisé" est représentée (courbes en pointillé) sur les graphiques de la figure 70.

Les premiers vecteurs propres seront considérés comme significatifs dans la mesure où ils extraient plus de variance que ne le prévoit le modèle aléatoire ; à partir du rang où ils cessent d'être significatifs, ils se partagent simplement la variance résiduelle et décrivent le bruit.

On constate sur les figures que seule la première valeur propre est beaucoup plus grande que prévu (en moyenne 38% au lieu de 18 à 19,4). La deuxième est parfois située visiblement au dessus de ce qu'elle serait dans le modèle aléatoire, mais le plus souvent se trouve très proche de la valeur attendue ; le premier vecteur ayant extrait une très grande partie de la variance, et les vecteurs suivants devant se partager la variance restante qui est plus faible que d'après le modèle, la coincidence entre observation et valeur attendue pour la deuxième valeur propre suggère une compensation de la perte de variance par l'existence d'une certaine quantité de variance significative : nous considérons donc le deuxième vecteur propre comme significatif. Il en est de même du troisième vecteur dans 9 cas sur 20.

Les résultats du test "ε" coincident presque exactement avec ceux du test précédent. Le rang du premier vecteur exprimant bien la variable supplémentaire est indiqué par la lettre ε sur les vingt graphiques de la figure 70. On constate qu'il correspond presque toujours au premier des vecteurs non significatifs au sens du test "bâton brisé".

TABLEAU V

Longueurs moyennes des segments, rangés par ordre décroissant, issus d'un partage en S d'une quantité égale à 100 conformément au modèle du "bâton brisé".

S =	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
	75,00	61,11	52,08	45,67	40,83	37,04	33,97	31,43	29,29	27,45	25,86	24,46	23,23	22,12	21,13	20,23	19,42	18,67	17,99
	25,00	27,78	27,08	25,67	24,17	22,76	21,47	20,32	19,29	18,36	17,53	16,77	16,08	15,45	14,88	14,35	13,86	13,41	12,99
		11,11	14,58	15,67	15,83	15,61	15,22	14,77	14,29	13,82	13,36	12,92	12,51	12,12	11,75	11,41	11,08	10,78	10,49
			6,25	9,00	10,68	10,85	11,06	11,06	10,96	10,79	10,58	10,36	10,13	9,90	9,67	9,45	9,23	9,02	8,82
				4,00	6,11	7,28	7,93	8,28	8,46	8,51	8,50	8,44	8,34	8,23	8,11	7,98	7,84	7,71	7,57
					2,78	4,42	5,43	6,06	6,46	6,70	6,83	6,90	6,92	6,90	6,86	6,80	6,73	6,65	6,57
						2,04	3,35	4,21	4,79	5,18	5,44	5,62	5,73	5,79	5,82	5,82	5,81	5,78	5,74
							1,56	2,62	3,36	3,88	4,25	4,52	4,71	4,84	4,92	4,98	5,01	5,03	5,02
								1,23	2,11	2,75	3,21	3,56	3,81	4,00	4,14	4,25	4,32	4,37	4,40
									1,00	1,74	2,29	2,70	3,02	3,26	3,45	3,59	3,70	3,78	3,84
										0,83	1,45	1,93	2,30	2,60	2,82	3,00	3,15	3,26	3,34
											0,69	1,23	1,65	1,99	2,26	2,47	2,64	2,78	2,89
												0,59	1,06	1,43	1,73	1,98	2,18	2,34	2,47
													0,51	0,92	1,25	1,53	1,75	1,93	2,09
														0,44	0,81	1,11	1,35	1,56	1,73
															0,39	0,71	0,98	1,21	1,40
																0,35	0,64	0,88	1,09
																	0,31	0,57	0,79
																		0,28	0,51
																			0,25

5-3 - Interprétation des premiers axes. Nous avons, à partir d'un ensemble de 20 variables observées en 44 points, calculé 20 directions principales dans R^{20}. Nous pouvons tenter l'interprétation des premières directions (suivant l'hypothèse factorialiste) par deux méthodes :

- L'examen dans R^{20} des éléments α_{ij} des vecteurs propres a_j dans la base, orthonormée par construction, des variables initiales v_i ($a_j = \alpha_{ij} v_i$, avec $\sum_i \alpha_{ij}^2 = 1$: figure 71). Le tableau VI fournit ces éléments pour les trois premiers vecteurs propres. L'importance respective des variables initiales dans la constitution de chaque vecteur propre est donnée directement, en termes de proportion de variance, par le carré de α_{ij}. En groupant les variables (taxons) selon leur importance vis à vis des axes retenus comme significatifs nous pouvons, en nous référant aux écologies des taxons, nous faire une idée de la signification de ces axes.

- La cartographie des coordonnées des points-observations dans la nouvelle base (orthonormée) des vecteurs propres ; on se limite évidemment aux vecteurs propres retenus comme significatifs ; les coordonnées des observations suivant un des nouveaux axes sont donc traitées comme les abondances d'une espèce zoologique fictive, dont la répartition serait uniquement déterminée par le "facteur" décrit par le vecteur correspondant. L'allure de cette répartition peut nous renseigner sur la signification de l'axe, grâce à des corrélations avec les répartitions de facteurs écologiques présumés.

Dans note étude, la cartographie du premier axe rend sa signification évidente : il s'agit du gradient côte-large de conditions écologiques. Les isolignes décrivent, à chaque date de quadrillage, la répartition et l'extension vers le large de l'influence côtière, légèrement variables d'une fois sur l'autre (figure 72).

La signification du premier axe étant liée à la configuration de la baie, il paraît légitime de calculer la moyenne sur l'année des valeurs trouvées en chaque station. Le résultat est représenté à la figure 73 : on retrouve approximativement le tracé des isobathes. On remarque de plus que l'isoligne "-1" (*) rejoint la côte au sud-est de la baie, au niveau où les apports fluviatiles cessent ; d'autre part, que les isolignes sont resserrées au nord-est et espacées à l'ouest, l'allure d'ensemble suggérant un courant de sens cyclonique longeant la côte, et une arrivée d'eau extérieure à partir de l'angle nord-ouest de la carte (ce qui est suggéré également par certaines répartitions d'organismes).

La composition du premier vecteur propre (tableau VI) est en accord avec cette interprétation, car elle exprime l'importance permanente des taxons sensibles au gradient côte-large, que leur abondance maximale se situe près de côte (2 : Penilia avirostris ; 5 : Creseis acicula ; 12 à 14 : Lucifer hanseni) ou au large (16 à 20 : Lucifer chacei et penicillifer).

(*) Le sens du vecteur propre étant arbitraire, nous le fixons de telle sorte que les coordonnées des observations soient négatives près de la côte, positives au large.

TABLEAU VI

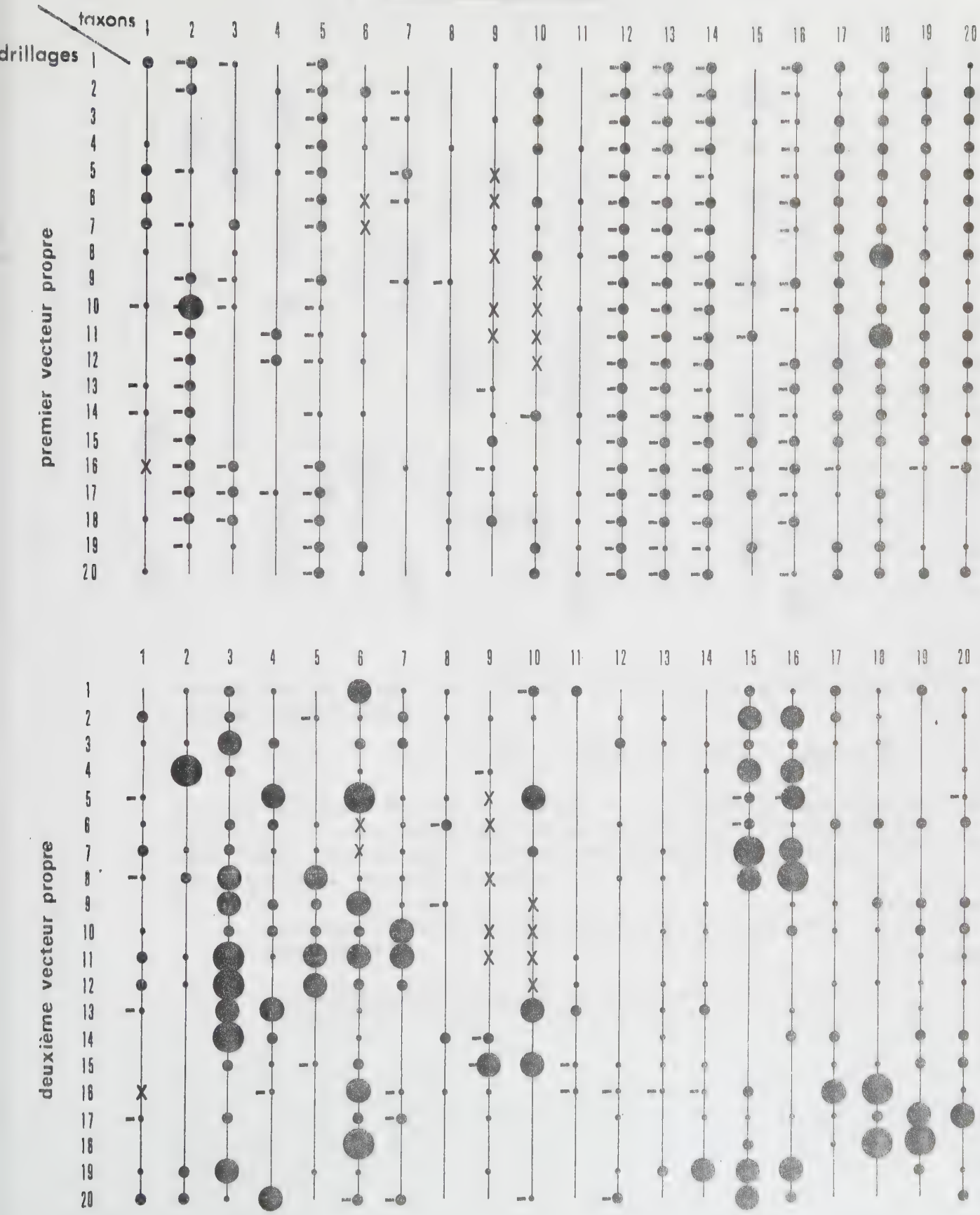
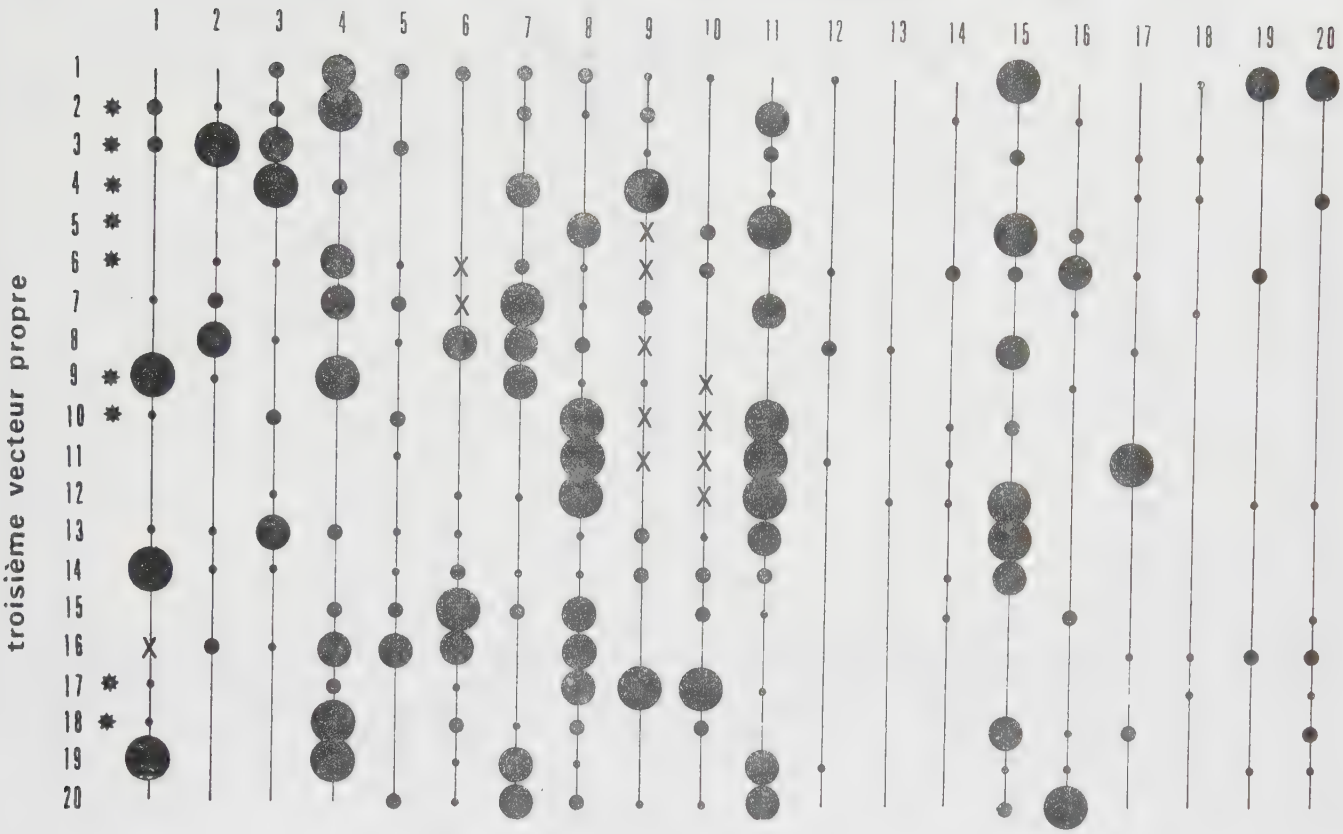

taxons
drillages
premier vecteur propre
deuxième vecteur propre

TABLEAU VI (suite)



Coordonnées des vecteurs propres dans la base initiale. Tous les vecteurs-lignes sont normés à 1.

• 0,15 à 0,24 ● 0,25 à 0,34 ⬤ 0,35 à 0,44 ⬤ ≥0,45

Le sens du premier vecteur est choisi + vers le large, - vers la côte. Le sens du deuxième vecteur est choisi de telle sorte que l'espèce nº3 (Copépodes) soit représenté positivement. Le sens du troisième vecteur est celui de la sortie d'ordinateur.

✱ troisièmes vecteurs non significatifs au sens des tests "ε" et "bâton brisé".

X taxons éliminés de l'analyse car présentant trop de zéros.

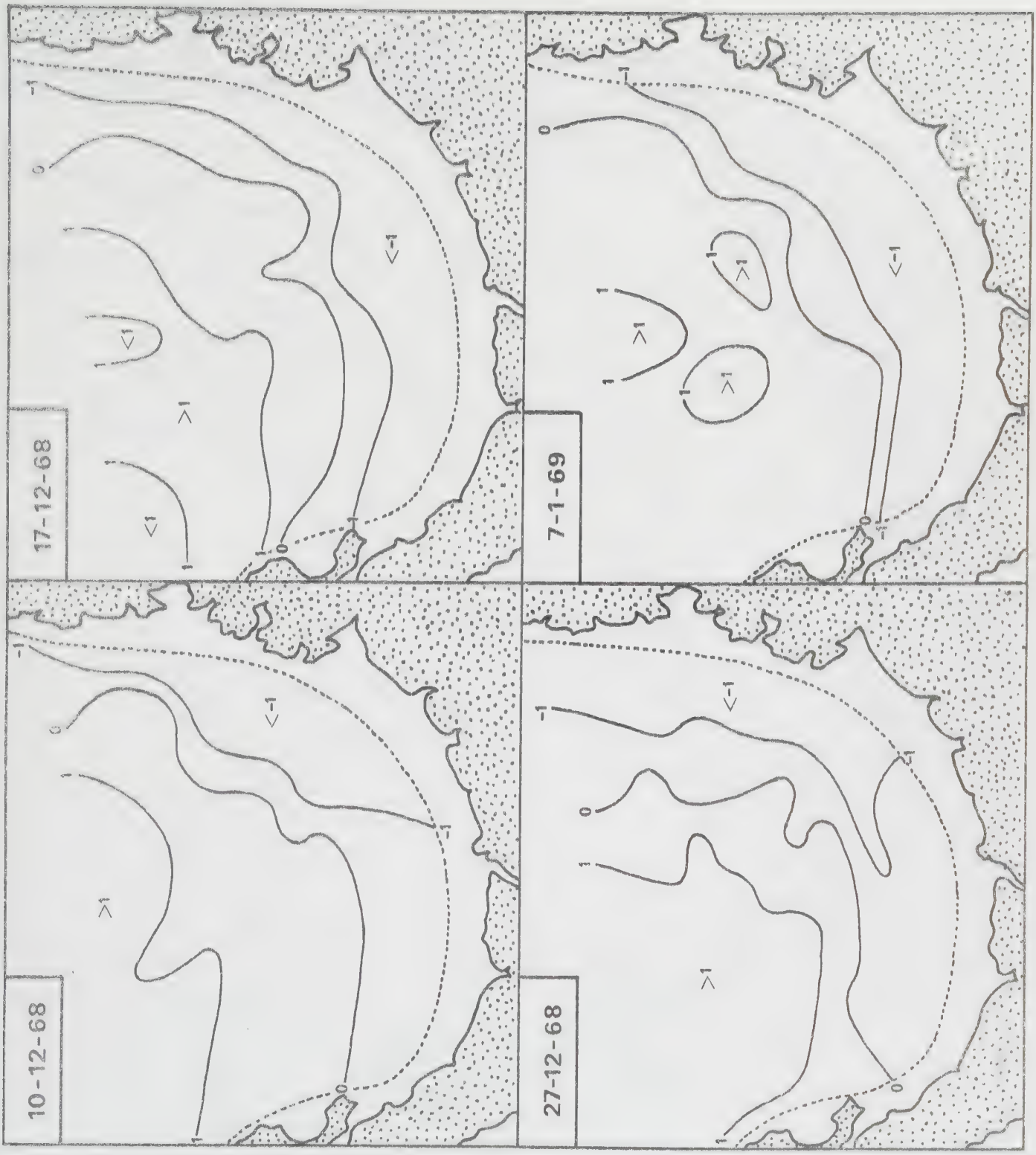


Figure 72 - Cartographies des coordonnées des points-observations suivant la première direction propre, à quatre dates rapprochées (moyenne 0, variance 1 pour chaque quadrillage).

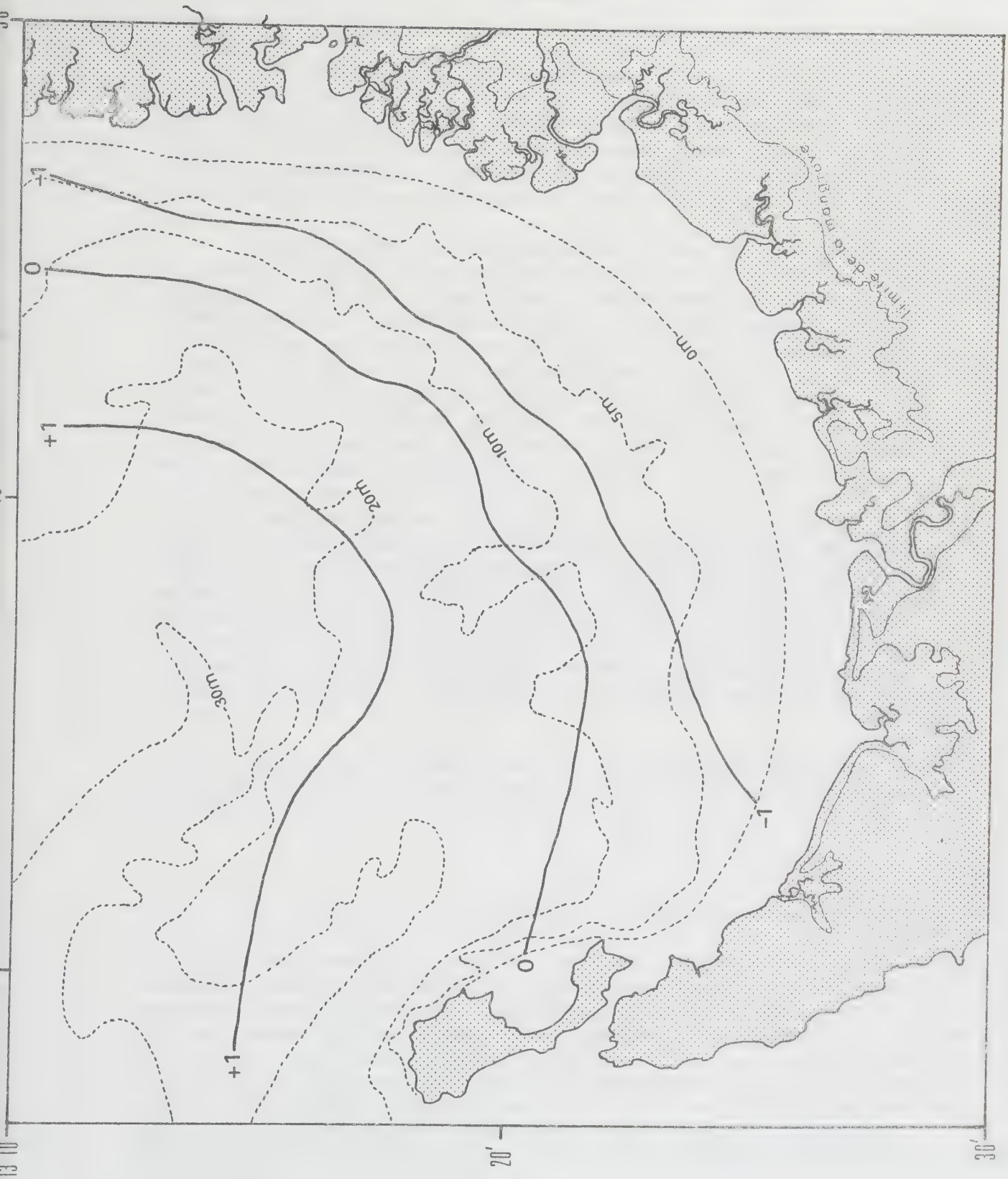


Figure 73 - Cartographie moyenne de la première direction propre.
(Pour la toponymie, voir carte des stations fig.22)

Les significations du deuxième axe, et du troisième axes lorsqu'il a été reconnu significatif, ne sont pas encore parfaitement élucidées. Les images fournies par la cartographie sont assez cohérentes - contrairement à celles que fournissent les vecteurs suivants - mais ne rappellent avec évidence la répartition d'aucun facteur pressenti ; par surcroît, elles varient beaucoup d'une date à l'autre, même rapprochées d'une semaine (figure 74).

Le tableau donnant la composition du deuxième vecteur propre met en évidence l'importance permanente des Copépodes, dont nous avons établi (Troisième partie, § 3-12, et figure 63 se rapportant à l'ensemble de données analysées ici) qu'ils pouvaient constituer un excellent indice de l'abondance du zooplancton total. Peut-être le deuxième vecteur propre décrit-il donc un facteur d'abondance générale, par exemple un facteur trophique ; peut-être même décrit-il encore le premier facteur, compte tenu d'une non-linéarité de ses effets et/ou d'un délai d'action (délai au cours duquel le peuplement planctonique pourrait être repris et brassé par les courants locaux : la cartographie pourrait alors n'exprimer que la turbulence à l'échelle de la baie).

Remarquons encore que la composition du deuxième vecteur fait apparaître l'importance de certains taxons pendant des périodes limitées: stades zoé et mysis de Lucifer chacei et penicillifer (nº 15 et 16) entre septembre et avril (nous avions suggéré au § 3-9 de la Troisième partie que les pontes massives de Lucifer pourraient être liées à un facteur trophique général) ; Creseis acicula (nº 5) de février à août, époque où elle est mal exprimée par le premier vecteur ; Creseis chierchiae est souvent bien exprimée, à toutes époques de l'année, par le deuxième vecteur propre.

Le troisième vecteur n'est pas encore interprétable dans l'état actuel de notre travail. Sa composition semble extrêmement irrégulière (tableau VI).

En conclusion l'analyse aboutit, dans l'état actuel d'avancement, à discerner :

- Une première composante principale, rendant compte de 38% de la variance totale en moyenne, et de signification assez triviale puisque le gradient côte-large avait été mis en évidence antérieurement. Toutefois, la cartographie de l'influence côtière moyenne (carte figure 73) et la mise en évidence de sa variabilité (cartes figure 72) ne sont pas sans intérêt.
- Une deuxième composante principale peut-être liée à l'abondance planctonique générale, mais que nous n'avons pas encore pu interpréter avec certitude ; elle représente peut-être, comme la première composante, l'influence du premier (unique?) facteur décelable à cette échelle d'observation, compte tenu d'un retard d'action et d'une non-linéarité possible de ses effets, mais celà n'est pas démontré.
- Une troisième composante principale, significative dans la moitié des cas, mais encore complètement ininterprétée.
- 17 composantes non significatives, rendant compte d'environ 40% de la variance totale, et représentant un bruit de fond aléatoire.

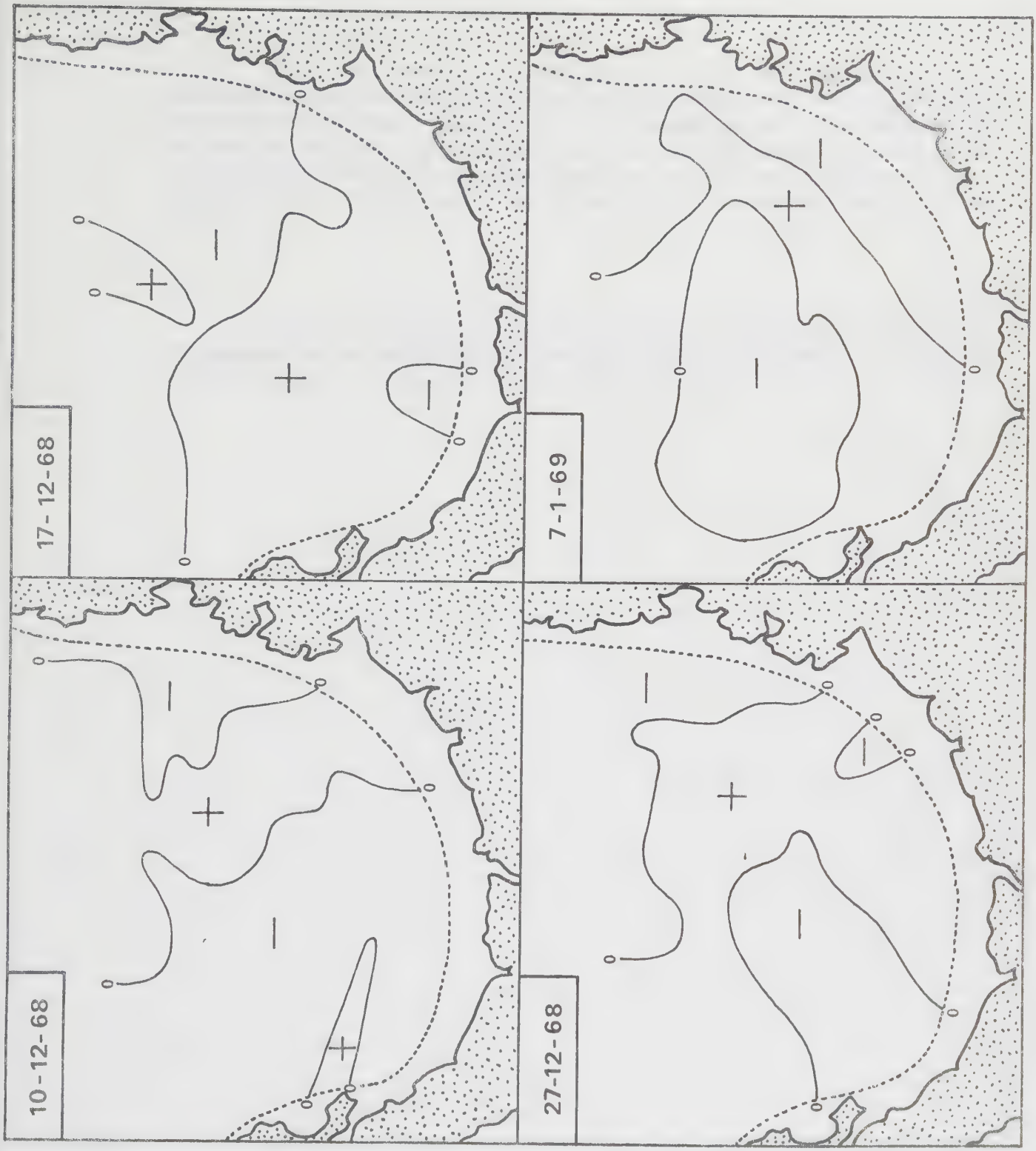


Figure 74 - Cartographies de la deuxième direction propre, à quatre dates rapprochées.

Au stade actuel, l'analyse en composantes principales des données planctologiques des quadrillages de la baie d'Ambaro se révèle quelque peu décevante. Toutefois l'interprétation du deuxième axe paraît possible et si nous réussissons à l'établir, elle réalisera un progrès concret dans la compréhension de l'écosystème, puisqu'elle révélera l'importance d'un facteur que le dépouillement des taxons individuellement n'avait pas rendu évident.

Tous les calculs ont été exécutés sur l'ordinateur IBM 7040 de l'Observatoire de Nice, suivant des programmes mis au point par IBANEZ et publiés sous forme de document provisoire (IBANEZ, 1973 a).

Résumé et Conclusion générale

Le présent travail porte sur neuf années d'observations du zooplancton de la région de Nosy Be (côte nord-ouest de Madagascar), aux cours desquelles environ 5500 échantillons ont été recueillis et examinés.

★

L'étude statistique de la dispersion des organismes planctoniques a abouti à des conclusions pouvant être résumées comme suit :

1 - Il est possible de reconnaître, dans la dispersion des organismes, des structures statistiques stables, alors même que (le milieu étant mouvant) les répartitions ne le sont pas.

2 - Les lois statistiques constatées dépendent de l'échelle d'observation, car elles résultent de l'interaction

- d'une loi indépendante de l'observation : le plus souvent, une loi log-normale, simple conséquence du théorème limite central appliqué à des processus multiplicatifs ;

-d'une loi statistique de l'échantillonnage, biaisant la précédente surtout dans le domaine des petits nombres observés (loi de Poisson à la limite).

La loi de Poisson prédomine pour les petits effectifs, la loi log-normale pour les grands, et le passage d'une situation à l'autre est progressif. Ce passage est plus ou moins rapide suivant l'homogénéité ou l'hétérogénéité des conditions d'échantillonnage c'est-à-dire, concrètement, suivant l'échelle d'observation des phénomènes. La loi d'ensemble (loi de Taylor généralisée) peut être définie comme "$\log^p$-normale", où p (généralement compris entre 1 et 2) est un paramètre d'hétérogénéité des conditions d'échantillonnage. La référence à cette nouvelle loi remplace la référence classique à la loi de Poisson dans une nouvelle définition de la surdispersion, semblant tenir compte de la variabilité due au brassage en milieu turbulent.

3 - La connaissance des lois de cette "variabilité de base" nous permet de définir une méthodologie, fondée sur la reconnaissance de l'<u>objet</u> qu'il convient de décrire, et dont il convient de déterminer les fluctuations en fonction des facteurs écologiques. Cet objet est une <u>population définie sur un volume marin minimum</u>, et que l'on doit considérer comme insécable. Pour le connaître on doit, puisqu'on travaille sur le "terrain" par échantillonnages ponctuels, intégrer, sur ce volume marin, sa variabilité interne (surdispersion), conformément aux caractères statistiques de cette dernière.

★

Ayant appliqué , dans une optique synécologique et dynamique, cette méthodologie à l'étude d'espèces et de groupes zooplanctoniques (particulièrement en zone néritique-interne, ou zone des baies), nous avons abouti au schéma suivant :

1 - Importance fondamentale des conditions locales, et principalement d'un gradient côte-large de conditions écologiques lié à la diffusion de l'influence terrigène vers le large, suscitant une zonation de peuplements planctoniques (en première approximation : succession d'un peuplement néritique-interne, d'un peuplement néritique-externe et d'un peuplement proche-océanique).

2 - Ce gradient est affecté par les fluctuations saisonnières, que marque essentiellement une alternance de l'influence côtière en saison des pluies, et de l'influence océanique en saison sèche. La première, maximale en février-mars, se traduit par un enrichissement trophique du milieu grâce au drainage des continents par l'eau de ruissellement ; la deuxième, par un appauvrissement du milieu, maximum en septembre.

3 - Les baies qui entaillent la côte nord-ouest de Madagascar, et reçoivent de nombreuses arrivées d'eau douce, ont le rôle principal dans l'eutrophisation du plateau continental et des eaux superficielles du proche large. L'interaction entre les différentes parties de la zonation écologique a lieu principalement, en saison des pluies, par le fait d'une circulation générale de type "estuaire" (dérive de surface vers le large provoquée par les apports d'eau douce, et compensée par un contre-courant plus profond), et en saison sèche, par le fait d'une homogénéisation générale (verticale et horizontale) de la couche d'eau néritique - processus naissant à la hauteur du talus en mai, et se propageant vers la côte, qu'il atteint en septembre-octobre.

4 - Suite à l'étude approfondie d'une des baies prise comme exemple (baie d'Ambaro), il apparaît qu'une maturation très typique affecte le peuplement néritique-interne. Grâce au transport permanent de la côte au large en saison humide, cette évolution peut s'observer de façon instantanée le long d'une radiale, sur laquelle elle réalise un phénomène stationnaire dont seule la partie initiale (côtière) est très affectée par les saisons.

En début de saison des pluies, le peuplement le plus proche de la côte est rajeuni par le "stress" que constitue l'enrichissement brutal, par les apports fluviatiles, d'un milieu appauvri. Il apparaît alors des déséquilibres trophiques : les populations vivantes épuisent trop vite le milieu, et disparaissent , sans doute rythmiquement. Ces déséquilibres disparaissent lorsque, en milieu de saison humide, la circulation "estuaire" s'établit sur l'ensemble du plateau continental, réalisant une exploitation (pertes par dérive) du plancton néritique-interne ; simultanément, ce plancton évolue vers un stade climacique impliquant un équilibre entre les différents compartiments trophiques.

Cet écosystème climacique se localise principalement entre le milieu des baies et le milieu du plateau continental. Vers la fin de la saison des pluies, il atteint une stabilité qui lui permet de se maintenir par lui-même (sans doute grâce à un "cycle court" des éléments) pendant la première partie de la saison sèche, après le tarissement des arrivées d'eau douce. La biomasse ne s'effondre que lors de la pénétration d'eau océanique dans la couche d'eau néritique : en juin sur la partie externe du plateau, en septembre dans les baies ; elle n'augmentera à nouveau, et de façon

d'abord déséquilibrée, qu'aux premières pluies d'octobre ou novembre.

5 - En outre, l'existence d'un facteur trophique très général a été mis en évidence, mais n'a pu être encore identifié avec certitude. Peut-être s'agit-il des réponses du phytoplancton à des variations hydro-climatiques à court terme (l'absence de données simultanées sur le phytoplancton nous empêche d'établir ce point). Peut-être s'agit-il simplement du gradient côte-large, compte tenu d'un délai d'action ou d'une rémanence suffisants pour que les peuplements soient brassés par les courants locaux, et ne montrent plus que des figures de turbulence.

6 - Une homéostasie se manifeste au sein du peuplement néritique-interne, se rapportant à la biomasse zooplanctonique totale, qui conserve une valeur très peu variable en dépit des fluctuations importantes de ses éléments. La diversité des espèces, par la variété des exigences écologiques qu'elle représente, a valeur régulatrice. La régulation n'est en défaut que lors du déséquilibre trophique du début de la saison des pluies, et (à un moindre degré) lors de la pénétration d'eau océanique dans les baies en fin de saison sèche.

L'efficacité de l'homéostasie apparaît comme une fonction du nombre d'espèces concernées : l'effectif de l'ensemble des organismes Copépodes exclus (mesuré par intégration sur un quadrillage de 44 stations) varie dans un rapport de 1 à 4,2 ; celui des Copépodes, de 1 à 2,7 ; celui du total des organismes zooplanctoniques, de 1 à 2,2. Ces chiffres sont à rapprocher de ceux donnés par SOURNIA (1972) qui cite, dans des conditions un peu différentes, une variation de 1 à 61 pour la quantité de nitrates, de 1 à 5,4 pour la biomasse phytoplanctonique, de 1 à 2,3 pour la production primaire. PLATT et al. (1969), étudiant pendant un an le zooplancton en une station néritique unique, trouve une variation de 1 à 100 pour le nombre d'individus, de 1 à 14 pour le poids sec, de 1 à 7 pour la quantité de carbone et le contenu calorique : la variabilité du poids sec par unité de biomasse, du contenu en carbone et du contenu calorique par unité de poids sec, ont donc aussi valeur adaptative. La même progression est signalée par ODUM et SMALLEY (1959) à propos de la faune benthique d'un marais salant. Elle semble être un caractère général des écosystèmes équilibrés ; l'homéostasie, d'efficacité croissante à mesure qu'augmente le niveau d'organisation, a pour effet de maintenir relativement constante la biomasse disponible pour le niveau trophique supérieur. L'écosystème équilibré a les caractères d'un système cybernétique, dont l'efficacité croît à mesure que croît le nombre d'espèces (*).

Il resterait à approfondir certains points ; en priorité :

- Préciser l'évolution vers le climax de la communauté néritique-interne, en analysant de façon plus serrée les deux états extrêmes : les phénomènes de déséquilibre en début de saison chaude (le processus est-il rythmique ?) ; la maintenance, en "cycle court", de la biomasse après tarissement des apports nutritifs (**).

- Préciser (quantitativement) les liaisons entre les différentes tranches de l'écosystème, en particulier les liaisons du zooplancton avec le phytoplancton , avec les populations de poissons planctonophages adultes ou

---

(*) Ceci justifie la mesure des diversités spécifiques en termes de quantités d'information, ainsi que l'a introduit MARGALEF (1957).

(**) Le second point a suscité un court programme d'observations entre avril

juvéniles, et avec le benthos, qui est producteur et consommateur de plancton.

- Caractériser l'influence (probable) des pluies, à très court terme, dans le déclenchement des poussées phytoplanctoniques et dans celui des pontes massives de certains organismes planctoniques ou benthiques (ainsi s'explique la présence, dans le plancton, d'essaims très homogènes quant à la taille ou le stade de développement).

Les phénomènes, rythmes et régulations mis en évidence suggèrent des hypothèses de travail au sujet des mécanismes constituant le fonctionnement global de l'écosystème. La suite logique du présent travail devrait être une investigation portant sur ces mécanismes eux-mêmes, et fondée sur la surveillance d'une nouvelle catégorie de variables : celles dont nous faisons l'hypothèse qu'elles sont "fonctionnelles" (c'est-à-dire réalisent par leurs évolutions et leurs interactions, le fonctionnement global de l'écosystème). Il s'agira essentiellement de variables mesurant les flux de matière, d'énergie et d'entropie (*) à travers le système.

Nous avons suggéré précédemment (FRONTIER, 1970b) que cette deuxième phase soit inaugurée par une tentative de bilan des échanges d'azote sous toutes ses formes, entre les divers compartiments de l'écosystème (eau et sédiment inclus). Le cycle de l'azote ayant été décrit de façon précise, une thermodynamique des différents canaux d'énergie-matière pourra être établie. Une description fonctionnelle de l'écosystème sera ainsi obtenue ; la division de ce dernier en unités taxonomiques, et en populations réalisant un réseau d'interactions, apparaîtra dès lors comme l'expression d'une accumulation d'information, ayant rendu qualitativement possible le fonctionnement global observé.

Au terme de ce travail, malheureusement trop exclusivement descriptif, ce qui s'impose le plus clairement est un ensemble d'hypothèses de travail relatives à une compréhension globale de l'écosystème.

Nous espérons qu'il nous sera donné d'en tenter la mise en application.

ETRECHY, le 31 mars 1974

---

et août 1971 : SOURNIA, 1972 ; PITON et al., 1973. Des échantillons de zooplancton ont été récoltés, mais ne sont pas encore dépouillés.

L'examen du premier point n'a pas été entrepris.

(*) L'entropie changée de signe, ou néguentropie, a la même forme qu'une quantité d'information. La quantité d'information d'un système organisé est une mesure de son degré d'organisation. Dans une évolution telle que celle d'un écosystème vers son climax, la quantité d'information liée à l'organisation croît (aux dépens d'une accélération de l'augmentation de l'entropie du milieu). Celà signifie que le système acquiert des propriétés globales, en particulier des propriétés d'autorégulation de plus en plus efficaces, par le fait d'une diversification de ses éléments et de leur agencement en un réseau d'information à propriétés homéostatiques. On a là le point de départ d'une "Cybernétique des écosystèmes", encore à peine ébauchée.

Bibliographie

AHLSTROM (E.H.) et THRAIKILL (J.R.), 1963 - Plankton volume loss with time of preservation. U.S. Dept. Int. Fish. Wildl. Serv., Fish Bul., Rep. n°10 : 57-73.

ALDEGHERI (M.), 1967 - Fleuves et rivières de Madagascar. Centre O.R.S.T.O.M. de Tananarive, multigr. 47 p.

ALMEIDA PRADO (M.S.de), 1962 - Sobre e plancton da enseada do mar Virado e os metodos de coletas. Bolm. Inst. Oceanogr. Sao Paulo 12(3) : 49-68.

ALVARIÑO (A.), 1968 - Los Quetognatos, Sifonoforas y Medusas en la region del Atlantico ecuatorial bajo la influencia del Amazonas. An. Inst. biol. Univ. auton. Mexico (serie Cienc. del Mar e Limnol.) 39(1) : 41-76.

ANGOT (M.) et GÉRARD (R.), 1963 - Hydrologie de la région de Nosy Be : mars - avril - mai - juin 1963. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.) 1(6) : 255-284.

ANGOT (M.) et MÉNACHÉ (M.), 1963 - Premières données hydrologiques sur la région voisine de Nosy Be. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.) 1(3) : 7-16.

ANGOT (M.), 1964 a - Production primaire de la région de Nosy Be : août à novembre 1963. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.) : 27-54.

ANGOT (M.), 1964 b - Production primaire de la région de Nosy Be : décembre 1963 à mars 1964. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.) : 99-126.

ANGOT (M.), 1965 a - Cycle annuel de l'hydrologie de la région proche de Nosy Be. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 3(1) : 55-66.

ANGOT (M.), 1965 b - Le phytoplancton de surface pendant l'année 1964 dans la baie d'Ambaro proche de Nosy Be. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.) 3(4): 5-18.

ANGOT (M.) et GÉRARD (R.), 1965 a - Hydrologie de la région de Nosy Be : juillet à novembre 1963. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 3(1) : 3-29.

ANGOT (M.) et GÉRARD (R.), 1965 b - Hydrologie de la région de Nosy Be : décembre 1963 à mars 1964. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 3(1) : 31-53.

ANGOT (M.) et GÉRARD (R.), 1966 - Hydrologie et phytoplancton de l'eau de surface en avril 1965 à Nosy Be. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 4(1) : 95-136.

ANGOT (M.), 1967 - Phytoplancton et production primaire en zone tropicale littorale à Nosy Be (Madagascar). Thèse Doctorat d'Etat, Univ. Paris, multigr. 160 p.

ANGOT (M.), 1968 - Variations de la production primaire aux environs de Nosy Be (Madagascar) en 1965. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 6(2) : 3-32.

ANSCOMBE (F.J.), 1948 - The transformation of Poisson, binomial and negative binomial data. Biometrika 35 : 246-254.

ANSCOMBE (F.J.), 1950 - Sampling theory of the negative binomial and logarithmic serie distributions. Biometrika 37 : 358-382.

BAINBRIDGE (V.), 1960 a - Occurence of Salanoides carinatus in the plankton of the Gulf of Guinea. Nature, 188 : 932-933.

BAINBRIDGE (V.), 1960 b - The plankton of inshore waters off Freetown, Sierra-Leone. Fish. Publ., Colon. Office, 13, 48 p.

BAINBRIDGE (V.), 1964 - The Zooplankton. In LONGHURST (A.R.) The coastal oceano graphy of western Nigeria. Bul. I.F.A.N. (sér. A), 26(2) : 390-400.

BAINBRIDGE (V.), 1972 - The zooplankton of the Gulf of Guinea. Bul. Mar. Ecol. 8 : 61-97.

BANSE (K.), 1959 - On upwelling and bottom trawling off the south-west coast of India. J. mar. biol. Assoc. India, 1(1) : 33-49.

BANSE (K.), 1968 - Hydrography of the Arabian Sea shelf of India and Pakistan and effects on demersial fishes. Deep Sea Res., 15 : 45-79.

BARTH (R.) et FERREIRA DA COSTA (P.), 1968 - Estudos sobre os Luciferinae na regiaõ entre Recife e Cabo Orange. Publ. Inst. Pesq. Marinha, 30, multigr. 25p., 17 pl.

BARTH (R.) et HAUILA (G.), 1968 - Estudios volumetricos em plancton capturado na costa brasileira entre Recife e Cabo Orange. Publ. Inst. Pesq. Marinha, 28, multigr. 23p., 21 pl.

BARTH (R.), 1969 - Estudio planctonológico em uma estação de fundeio fora da Baia da Guanabara. Publ. Inst. Pesq. Marinha, 34, multigr.

BARTLETT (M.S.), 1937 - Properties of sufficiency and statistical tests. Proc. Roy. Soc. (sér. A), 160 : 268-282.

BARTLETT (M.S.), 1947 - The use of transformations. Biometrics, 3 : 39-52.

BARNES (H.) et MARSHALL (S.M.), 1951 - On the variability of replicate plankton hauls and some applications of contagious series to the statistical distributions of catches over restricted periods. J. mar. biol. Assoc. U. K., 30 : 233-263.

BATTISTINI (R.), 1959 - Description géomorphologique de Nosy Be, du delta du Sambirano et de la Baie d'Ampasindava. Mém. Inst. Rech. Sci. Madagascar (sér. F), 3 : 121-343.

BATTISTINI (R.), 1965 - Problèmes géomorphologiques de l'extrème nord de Madagascar. Rev. Géogr., 7 : 7-61.

BERRIT (G.R.), 1952 - Esquisse des conditions hydrologiques du plateau continental du Cap Vert à la Gambie. Températures et salinités. Bul. Inst. franç. Afr. Noire, 14(3) : 735-761.

BERRIT (G.R.), 1958 - Les saisons marines à Pointe-Noire. Bul. d'inf. du C.C.E.C. 10 : 335-360.

BERRIT (G.R.), 1961 - Contribution à la connaissance des variations saisonnières dans le Golfe de Guinée. Observations le long des lignes de navigation. I) Introduction. Cah. Océanogr., 13(10) : 715-727.

BERRIT (G.R.), 1962 a - Contribution à la connaissance des variations saisonnières dans le Golfe de Guinée. Observations le long des lignes de navigation. II) Etude régionale. Cah. Océanogr., 14 (9) : 633-643.

BERRIT (G.R.), 1962 b - Contribution à la connaissance des variations saisonnières dans le Golfe de Guinée. Observations le long des lignes de navigation. III) Les zones d'upwelling. Cah. Océanogr., 14 (10) : 719-729.

BEYER (F.), 1958 - A new bottom-living Trachymedusa from the Oslo fjord. Nytt Mag. Zool., 6 : 212-143.

BHAUD (M.), 1969 a - Evolution des populations méroplanctoniques de larves de Mesochaetopterus sagittarius (Claparède, 1870) à Nosy Be (Madagascar). Vie Milieu (sér. B : Océanogr.), 20(1) : 159-170.

BHAUD (M.), 1969 b - Etude de la migration verticale quotidienne des larves de Mesochaetopterus sagittarius à Nosy Be (Madagascar). Mar. Biol. 4(1) : 28-35.

BHAUD (M.), 1971 - Aspects systématiques et biogéographiques de l'étude des larves planctoniques d'Annélides Polychètes. Thèse de Doctorat d'Etat, Univ. Paris, multigr. 464 p.

BHAUD (M.), 1972 a - Quelques données sur la biologie des Invertébrés benthiques en climat tropical. Etude parallèle des larves pélagiques. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 10(2) : 161-188.

BHAUD (M.), 1972 b - Identification des larves d'Amphinomidae (Annélides Polychètes) recueillies près de Nosy Be (Madagascar) et problèmes biologiques connexes. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 10(2) : 203-216.

BIERI (R.) et NEWBURY (T.K.), 1966 - Booby II. A quantitative neuston plankton sampler for use from small boats. Pub. Seto. Mar. Biol. Lab. 13(5) : 405-410.

BINET (D.) et DESSIER (A.), 1967 - Contribution à l'étude du zooplancton et plus particulièrement des Copépodes de la région de Nosy Be. Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Pointe-Noire, nº 362-SR, multigr. 52 p., 24 pl.

BINET (D.), 1968 - Variations saisonnières du zooplancton et plus particulièrement des Copépodes du plateau continental de Pointe-Noire (Congo). Thèse 3e Cycle, Univ. Paris, multigr. 145 p., et Doc. Sci. Centre O.R.S.T.O.M. de Pointe-Noire (n.s.), 8, multigr.108 p.

BINET (D.) et DESSIER (A.), 1968 - Zooplancton de la région de Nosy Be. III) Premières données sur les Copépodes. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.) 6(3/4) : 3-26.

BINET (D.), 1970 - Zooplancton de la Côte d'Ivoire : premières données sur les variations saisonnières de l'année 1969. Projet de développement de la Pêche pélagique côtière, Doc. RS4/70, multigr. 12p., 7 pl.

BINET (D.) et DESSIER (A.), 1971 - Premières données sur les Copépodes pélagiques de la région congolaise. I) Liste des espèces et notes écologiques. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 9(4) : 411-458.

BINET (D.), 1972 - Variation des biovolumes du zooplancton du plateau continental entre le Cap des Palmes et le Cap des Trois Pointes. Doc. sci. Centre Rech. Océanogr. Abidjan 3(2) : 60-93, multigr.

BINET (D.) et DESSIER (A.), 1972 a - Premières données sur les Copépodes pélagiques de la région congolaise. II) Analyse des Correspondances. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 10(2) : 125-138.

BINET (D.) et DESSIER (A.), 1972 b - Premières données sur les Copépodes pélagiques de la région congolaise. III) Diversité spécifique. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 10(3) : 243-250.

BINET (D.), GABORIT (M.), ROUX (M.), 1972 - Copépodes pélagiques du plateau ivoirien : utilisation de l'Analyse des Correspondances dans l'étude des variations saisonnières. Doc. sci. Centre Rech. océanogr. Abidjan, 3(1) : 47-79, multigr.

BJÖRNBERG (T.K.S.), 1963 - On the marine free living Copepods off Brazil. Bolm. Inst. Oceanogr. Sao Paulo, 13(1) : 3-142.

BOTAZZI (F.), 1897 - Pression osmotique du sang des animaux marins. Arch. ital. Biol., 28 : 61-72.

BOWDEN (K.H.), 1967 - Circulation and diffusion. In Estuaries, G.H. LAUFF ed., Am. Assoc. Adv. Sci. n°83 : 15-36.

CALEF (G.W.) et GRICE (G.D.), 1967 - Influence of the Amazon River outflow on the ecology of the west tropical Atlantic. II) Zooplankton abundance, Copepods distribution, with remarks on the fauna of the low salinities. J. mar. Res., 25(1) : 84-94.

CASSIE (R.M.), 1959 - An experimental study of factors inducing aggregation in marine plankton. N. Z. J. Sci., 2 : 339-365.

CASSIE (R.M.), 1960 - Factors influencing the distribution patterns of plankton in the mixing zone between oceanic and harbour waters. N. Z. J. Sci., 3 : 26-50.

CASSIE (R.M.), 1962 - Frequency distribution models in the ecology of plankton and other organisms. J. an. Ecol.,31 : 62-92.

CASSIE (R.M.), 1963 - Microdistribution of plankton. Oceanogr. mar. Biol., 1 : 233-252.

CHABANNE (J.) et PLANTE (R.), 1969 - Les populations benthiques (endofaune, crevettes Penaeides, Poissons) d'une baie de la côte nord-ouest de Madagascar : écologie, biologie et pêche. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 7(1) : 41-71.

CHACKO (P.I.), 1950 - Marine plankton from waters around Krusadai Islands. Proc. Ind. Ac. Sci. (sér. B), 31(3) : 162-174.

COLEBROOK (J.M.), 1969 - Variability in the plankton. Progress in Oceanogr., 5 : 115-126.

COMITA (G.W.) et COMITA (J.J.), 1957 - The internal distribution patterns of Calanoids Copepods and a description of a modified Clarke-Bumpus plankton sampler. Limn. Oceanogr., 2 : 321-336.

CROSNIER (A.) et FOURMANOIR (P.), 1962 - La Tsivakihiny. Nat. Malgache, 13 : 87-88.

CROSNIER (A.), 1965 - Les crevettes Penaeides du plateau continental malgache : état de nos connaissances sur leur biologie et leur pêche en septembre 1964. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 3 (suppl.) : 1-158.

CHUSHING (D.H.), HUMPHREY (F.), BANSE (K.) et LAEVASTU (T.), 1958 - Report of the committee on terms and equivalents. Rapp. Procès-verbaux Cons. int. Explor. mer, 144 : 15-16.

CUSHING (D.H.) and TUNGATE (D.S.), 1963 - Studies on a Calanus patch. I) The identification of a Calanus patch. J. mar. biol. Assoc. U. K., 43 : 327-337.

DAGNELIE (P.), 1969 et 1970 - Théorie et méthodes statistiques. Editions J. Duculot, Gembloux, Belgique, 2 volumes.

DANIEL (J.), DUPONT (J.) et JOUANNIC (C.), 1971 - Sur la bathymétrie et la sédimentologie d'une portion de plateau continental de la côte nord-ouest de Madagascar. Comptes-rendus Semaine géol. 1970 (Comité national malgache de Géologie): 9-12.

DANIEL (J.), 1972 - Etude bathymétrique et sédimentologique d'une baie tropicale : la baie d'Ambaro. Thèse 3e cycle, Univ. Paris, multigr. 76 p.

DANIEL (J.), DUPONT (J.) et JOUANNIC (C.), 1972 - Bathymétrie et sédimentologie de la baie d'Ambaro (nord-ouest de Madagascar). Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Géol.), 4(1) : 3-24.

DANIEL (J.), DUPONT (J.) et JOUANNIC (C.), 1973 - Marge continentale du nord-ouest de Madagascar : bathymétrie et sédimentologie. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Géol.), 5(2), sous presse.

DAVID (M.-T.), 1966 - Copépodes du Golfe Persique (campagne du "Commandant Robert Giraud, mai 1961). D.E.S., Univ. Aix-Marseille, multigr. 133 p.

DAVID (P.-M.), 1965 - The neuston net. A devise of sampling the surface fauna of the ocean. J. mar. biol. Assoc. U. K., 45(2) : 313-320.

DAVIS (C.C.) et WILLIAMS (R.H.), 1950 - Brackish waters plankton from mangrove areas in southern Florida. Ecol., 31 : 519-531.

DELLA CROCE (N.) et SERTORIO (T.), 1959 - Microdistribuzione dello zooplancton. Bol. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova, 29 : 1-28.

DELLA CROCE (N.), 1962 - Aspects of microdistribution of zooplankton. Rapp. Procès-verbaux Cons. int. Explor. mer, 153 : 144-151.

DELLA CROCE (N.), 1964 - Distribuzione e biologia del Cladocero marine Penilia avirostris Dana. Bul. Inst. océanogr., 62(1301), 16 p., 1 carte.

DELLA CROCE (N.) et BETTANIN (S.), 1965 - Osservazioni sul ciclo biologico di Penilia avirostris Dana del golfo di Napoli. Bul. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova, 33 : 51-68.

DELSMAN (H.C.), 1939 - Preliminary investigations in the Java sea. Treubia, 17 : 139-181.

DEVASUNDARAM (M.P.), 1954 - A preliminary study of the plankton of Chilka Lake for the years 1950 and 1951. Sympos. mar. freshw. plankton in Indo-pacific (FAO Indopacific Fish. Council) : 48-54.

DONGUY (J.R.) et PITON (B.), 1969 - Aperçu sur les conditions hydrologiques de la partie nord du Canal de Mozambique. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. océanogr.), 7(2) : 3-26.

DUPONT (J.), 1972 - Etude bathymétrique et sédimentologique de la pente continentale du nord-ouest de Madagascar. Thèse 3e cycle, Univ. Paris, multigr. 106 p.

DUTTA (N.), MAHOTRA (J.C.) et BOSE (B.B.), 1954 - Hydrological and seasonal fluctuations of the plankton in Hoogly estuary. Sympos. mar. freshw. plankton in Indopacific (FAO Indopacific Fish. Council) : 35-47.

DUVAL (M.), 1925 - Recherches physicochimiques et physiologiques sur le milieu intérieur des animaux aquatiques. Ann. Inst. Océanogr. 2 : 233-403.

EMILSSON (I.), 1961 - The shelf and coastal waters off southern Brazil. Bolm. Inst. oceánogr. São Paulo, 11(2) : 101-112.

FENAUX (R.), 1964 - Les Appendiculaires de la troisième campagne du "Commandant Robert Giraud" en mer d'Arabie. Bul. Inst. océanogr. Monaco 62 (1302) : 1-14.

FENAUX (R.), 1969 - Les Appendiculaires de Madagascar (région de Nosy Be). Variations saisonnières. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.) 7(4) : 29-37.

FERREIRA DA COSTA (P.), 1951 - Chaetognatha encontrados entre Vitória e a ilha da Trinidade. Publ. Inst. Pesq. marinha, 51, multigr. 27 p.

FISHER (R.A.), Statistical methods for research workers. Oliver and Boyd, London, 356 p.

FORSBERGH (E.D.), 1963 - Some relationship of meteorological, hydrographical and biological variables in the Gulf of Panama. Interamer. trop. Tuna Comm., Bul., 7(1) : 1-109.

FORSBERGH (E.D.), 1969 - On the climatology, oceanography and fisheries of the Panama Bight. Inter-am. trop. Tuna Comm., Bul., 14(2) : 1-385.

FOXON (G.E.H.), 1932 - Report on Stomatopod larvae, Cumacea and Cladocera. Sci. Rep. Great Barr. Reef Exp. 1928-29, 4(11) : 375-396.

FREDERICQ (L.), 1904 - Sur la concentration moléculaire du sang et des tissus des animaux aquatiques. Arch. biol., 20 : 699-730.

FREDERICQ (L.), 1911 - Sur la concentration moléculaire des tissus solides chez les animaux aquatiques. Arch. intern. Physiol. 11 : 24-28.

FRONTIER (S.), 1963 a - Hétéropodes et Ptéropodes récoltés dans le plancton de Nosy Be. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 1(6) : 213-227.

FRONTIER (S.), 1963 b - Présence de Creseis chierchiae dans l'Océan Indien. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 1(6) : 229-232.

FRONTIER (S.), 1963 c - Zooplancton récolté en Mer d'Arabie, Golfe Persique et Golfe d'Aden (Troisième mission océanographique du "Commandant Robert Giraud). II) Ptéropodes : systématique et répartition. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 1(6) : 233-254.

FRONTIER (S.), 1965 - Le problème des Creseis. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 3(2) : 11-18.

FRONTIER (S.), 1966 a - Liste complémentaire des Ptéropodes du plancton de Nosy Be. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 4(2) : 141-146.

FRONTIER (S.) 1966 b - Notes morphologiques sur les Atlanta récoltées dans le plancton de Nosy Be (Madagascar). Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 4(2) : 131-140.

FRONTIER (S.), 1966 c - Zooplancton de la région de Nosy Be. I) Programme de récoltes et techniques d'étude. II) Plancton de surface aux stations 5 et 10. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 4(3) : 3-37

FRONTIER (S.), 1969 - Sur une méthode d'analyse fractionnée rapide du zooplancton. J. exp. mar. Biol. Ecol., 3(1) : 18-26.

FRONTIER (S.), 1970 a - Zooplancton de la région de Nosy Be. IV) Plancton de surface aux stations 3, 4 et 11. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 8(2) : 3-17.

FRONTIER (S.), 1970 b - Réflexions pour servir à l'établissement d'un programme d'océanographie biologique. O.R.S.T.O.M., multigr. 4 p.

FRONTIER (S.), 1971 a - Zooplancton d'une baie eutrophique tropicale (baie d'Ambaro, côte nord-ouest de Madagascar). 1) Indications préliminaires Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy Be n°24 : 1-17, 3 pl., multigr.

FRONTIER (S.), 1971 b - Présentation de l'étude d'une baie eutrophique tropicale: la baie d'Ambaro (côte nord-ouest de Madagascar). Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 9(2) : 147-148.

FRONTIER (S.), 1971 c - Zooplancton d'une baie eutrophique tropicale (baie d'Ambaro, côte nord-ouest de Madagascar). 5) Etude statistique de la dispersion du plancton. Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy Be, 24 : 55-95, 12 pl., multigr.

FRONTIER (S.), BOUR (W.), PETIT (D.), 1971 - Zooplancton d'une baie eutrophique tropicale (baie d'Ambaro, côte nord-ouest de Madagascar). 3) Situation écologique de la baie : étude d'une radiale côte-océan. Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy Be, 24 : 25-38, 37 pl., multigr.

FRONTIER (S.), 1972 a - Récoltes de zooplancton effectuées par le Centre O.R.S.-T.O.M. de Nosy Be entre mars 1963 et avril 1972. Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy Be, Archives, 5, multigr. 208 p.

FRONTIER (S.), 1972 b - Calcul de l'erreur sur un comptage de zooplancton. J. exp. mar. Biol. Ecol., 8(2) : 121-132 et une page d'errata.

FRONTIER (S.), 1972 c - Zooplancton d'une baie eutrophique tropicale (baie d'Ambaro, côte nord-ouest de Madagascar). 6) Répartition spatiale et annuelle de quelques taxons. Première partie : Cladocères, Euphausiacés, Mollusques. Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy Be, 28, 12 p., 51 pl., multigr.

FRONTIER (S.), 1973 a - Etude statistique de la dispersion du zooplancton. J. exp. mar. Biol. Ecol., 12 : 229-262.

FRONTIER (S.), 1973 b - Evaluation de la quantité totale d'une catégorie d'organismes planctoniques dans un secteur néritique. J. exp. mar. Biol. Ecol., 12 : 299-304.

FRONTIER (S.), 1973 c - Deuxième liste complémentaire des Ptéropodes du plancton de Nosy Be (Madagascar), et notes morphologiques. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 11(3) : 253-258.

FRONTIER (S.), 1973 d - Zooplancton de la région de Nosy Be. V) Cladocères. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 11(3) : 259-272.

FRONTIER (S.), 1973 e - Zooplancton de la région de Nosy Be. VI) Ptéropodes, Hétéropodes. Première partie : espèces holonéritiques et néritiques internes. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 11(3) : 273-290.

FRONTIER (S.), 1973 f - Zooplancton de la région de Nosy Be. VIII) Ptéropodes, Hétéropodes. Deuxième partie : espèces néritiques externes et océaniques tolérantes. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 11(3) : 291-302.

FRONTIER (S.) et IBANEZ (F.), 1974 - Utilisation d'une cotation d'abondance fondée sur une progression géométrique, pour l'analyse des composantes principales en écologie planctonique. J. exp. mar. Biol. Ecol., 14, sous presse.

FURNESTIN (M.-L.) et RADIGUET (J.), 1964 - Chaetognathes de Madagascar (secteur de Nosy Be). Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 2(4) : 55-93.

FURNESTIN (M.-L.) et CODDACIONI (J.-C.), 1968 - Chaetognathes du nord-ouest de l'Océan Indien (Golfe d'Aden, mer d'Arabie, Golfe d'Oman, Golfe Persique). Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 6(1) : 143-171.

GADE (H.G.), 1961 - Informe sobre las condiciones hidrograficos en el golfo de Cariaco, para el periodo que empieza en mayo y termina en noviembre de 1960. Bul. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente, 1(1) : 21-47.

GANAPATI (P.N.) et MURTHY (V.S.R.), 1954 - Salinity and temperature variations of the surface waters off the Visakhapatnam coast. Andhra Univ. Mem. in Oceanogr., 49 (1) : 125-142.

GANAPATI (P.N.) et RAMA MOHAN RAO (V.), 1954 - Studies on planktonic Copepods. 1) Seasonal variations in distribution. Andhra Univ. Mem. in Oceanogr. 49(1) : 151-162.

GANAPATI (P.N.) et SATYANARAYANA RAO (T.S.), 1954 - Studies on the Chaetognaths of the Visakhapatnam coast. Andhra Univ. Mem. in Oceanogr. 49(1) : 143-150.

GANAPATI (P.N.) et MURTHY (V.S.R.), 1955 - Preliminary observations on the hydrography and inshore plankton in the bay of Bengal off Visakhapatnam coast. Ind. J. Fish., 2 : 84-95.

GANAPATI (P.N.) et BHAVANARAYANA (P.V.), 1958 - Pelagic Tunicates as indicators of water movements off Waltair coast. Current Sci., 27 : 57-58.

GANAPATI (P.N.) et SUBBA RAO (D.V.), 1958 - Quantitative study of plankton off Lawson's bay, Waltair. Proc. Ind. Acad. Sci (sér. B), 48 : 189-209.

GAUDY (R.), 1963 - Campagne du navire océanographique "Calypso" dans les eaux côtières du Brésil (janvier-février 1962). Copépodes pélagiques. Rec. Trav. St. mar. Endoume, 30(45) : 15-42.

GAUDY (R.) et SEGUIN (G.), 1964 - Note sur la répartition annuelle des Copépodes pélagiques de la région de Dakar. Rec. Trav. St. mar. Endoume, 34(50) : 211-216.

GAUDY (R.), 1967 - Note préliminaire sur la systématique et la répartition annuelle des Copépodes des eaux superficielles de Tuléar (Madagascar). Rec. Trav. St. mar. Endoume, suppl. n°6 : 77-99.

GAUDY (R.), 1973 - Les Copépodes pélagiques de la région de Tuléar (Madagascar). I) L'environnement physique (octobre 1963-juin 1965). Tethys, suppl. n°5 : 117-132.

GEORGE (P.C.), 1952 - A systematic account of the Chaetognaths of the indian coastal waters, with observations on their seasonal fluctuations along the Malabar coast. Proc. Nat. Inst. Sci. India, 18 : 657-689.

GEORGE (P.C.), 1953 - The marine plankton of the coastal waters of Calicut, with observations on the hydrological conditions. J. zool. Soc. India, 5 : 76-107.

GEORGE (P.C.), 1958 - Observations on the plankton of the Cochin backwaters. Ind. J. Fish., 5 : 375-401.

GERARD (R.), 1964 - Etude de l'eau de mer de surface dans une baie de Nosy Be. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 2(2) : 5-26.

GOLDMAN (C.R.), 1961 - The contribution of alder trees (Alnus tenuifolius) to the primary production of the Castle Lake, California. Ecol., 42(2) : 282-288.

GORDON (I.), 1956 - The Sergestidae of the Great Barrier Reef Expedition. Sci. Rep. Gr. Barr. Reef Exp. 1928-29, 6(5) : 323-333.

GUILCHER (A.), 1956 - Etude géomorphologique des récifs coralliens du nord-ouest de Madagascar. Ann. Inst. Océanogr., 33(2) : 65-136, 8 pl.

HAQ (S.M.), 1971 - Distribution of the zooplankton on the continental shelf of west Pakistan during the post-moonson and pre-moonson periods. Prepr. meeting "Biology of the Indian Ocean", Kiel 1971.

HAQ (S.M.), ALI KHAN (J.) et CHUGTAI (S.), 1973 - The distridution and abundance of the zooplankton along the coast of Pakistan during post-moonson and premoonson periods. The Biology of Indian Ocean (Meeting Kiel 1971), Springer Verlag, 4(2) : 257-272.

HARPER (D.E.), 1968 - Distribution of Lucifer faxoni (Crustacea Decapoda Sergestidae) in neritic waters off the Texas coast with a note on the occurence of Lucifer typus. Contr. mar. Sci., 13 : 1-16.

HERMAN (S.S.) et BEERS (J.R.), 1969 - The ecology of inshore plankton populations in Bermuda. II) Seasonal abundance and composition of the zooplankton. Bul. mar. Sci., 19(3) : 483-499.

HOLME (N.A.), 1964 - Methods for sampling the benthos. Adv. mar. Biol., ann. Rev., 2 : 171-260.

HORNELL (J.) et NAYDU (R.M.), 1924 - A contribution to the life history of the indian Sardine with notes on the plankton of the Malabar coast. Madras Fish. Bul. (Rep. nº5 of 1923) 17 : 129-182, 10 pl.

IBANEZ (F.), 1971 - Effet de la transformation des données dans l'analyse factorielle en écologie planctonique. Cah. océanogr., 23 : 545-56[illegible]

IBANEZ (F.) et SEGUIN (F.), 1972 - Etude du cycle annuel du zooplancton d'Abidjan. Comparaison de plusieurs méthodes d'analyse multivariable : composantes principales, Correspondances, Coordonnées principales. Inv. Pesq., 36(1) : 81-108.

IBANEZ (F.), 1973 a - Un programme Fortran IV d'étude des structures écologiques marines par un modèle dérivé de l'analyse factorielle. Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy Be, 38, 91 p. multigr.

IBANEZ (F.), 1973 b - Méthode d'analyse spatiotemporelle du processus d'échantillonnage en planctologie, son influence dans l'interprétation des données par l'analyse en composantes principales. Ann. Inst. océanogr. (n.s.), 49(2) : 83-111.

JAYARAMAN (R.) et SESHAPPA (G.), 1957 - Phosphorus cycle in the sea with special reference to tropical inshore waters. Proc. Ind. Acad. Sci. (sér. B), 46(2) : 110-125.

JAYARAMAN (R.), 1965 - Upwelling along the east coast of India. Curr. Sci., 34 : 121-122.

JOHN (C.C.), 1937 - Seasonal variations in the distribution of Sagitta of Madras coast. Rec. Ind. Mus., 39 : 83-97.

JOHNSON (M.W.), 1949 - Zooplankton as index of water exchange between Bikini lagoon and the open sea. Trans. amer. Geophys. Union Washington, 30(2) : 238-244.

JOUANNIC (C.), 1972 - Contribution à l'étude bathymétrique et sédimentologique du plateau continental du nord-ouest de Madagascar. Thèse 3e cycle, Univ. Paris VI, multigr. [illegible] p.

KEMP (S.), HARDY (A.C.) et McINTOSH (N.A.), 1929 - Discovery investigations : objects, equipment and methods. Discov. Rep., 1 : 141-232.

KENDALL (M.G.) et STUART (A.), 1963 à 1968 - The advanced theory of statistics. Griffin, London, 3 vol.

KENSLEY (B.F.), 1971 - The family Sergestidae in the waters around southers Africa (Crustacea, Decapoda, Natantia). Ann. S. Afr. Mus., 57(10) : 215-264.

KOLMOGOROV (A.N.), 1941 - "Structure locale de la turbulence dans un fluide visqueux incompressible pour des très grands nombres de Reynolds" (en russe). Dokl. Akad. Nauk S.S.S.R., 30 : 299-303.

KRAMP (P.L.), 1953 - Hydromedusae. Sci. Rep. Gr. Barr. Reef Exp. 1928-29, 6(4) : 259-322, 2 pl.

KRISHNAMURTHY (K.), 1967 - Seasonal variations in the plankton of Porto-Novo waters (India). Hydrobiologia, 29 : 226-238.

KRISHNASWAMY (S.), 1953 a - Pelagic Copepods of the Madras coast. I. J. Madras Univ. (sér. B), 23 : 61-75.

KRISHNASWAMY (S.), 1953 b - Pelagic Copepods of the Madras coast. II. J. zool. Soc. India, 5(1/2) : 64-75.

KRISHNASWAMY (S.), 1953 c - Pelagic Copopeds of the Madras coast. III. J. Madras Univ. (sér. B), 23 : 107-143.

LA FOND (E.C.), 1954 - On upwelling and sinking off the east coast of India. Andhra Univ. Mem. in Oceanogr., 1 : 117-121.

LAGUARDA-FIGUERAS (A.), 1967 - Estudio sistematico y distribucion de Sagitta frederici en la laguna de Terminos, Campeche, Mexico. An. Inst. Biol. Univ. auton. Mexico (ser. Cienc. del Mar e Limnol.), 38(1) : 47-57.

LEGARÉ (J.E.H.), 1961 a - Algunos eufausiaceas del Golfo de Paria, Golfo de Cariaco y delta del Orinoco al oriente de Venezuela. Bol. Inst. oceanogr. Univ. Oriente, 1(1) : 131-148.

LEGARÉ (J.E.H.), 1961 b - Estudios preliminares del zooplancton en la region de Cariaco. Bol. Inst. oceanogr. Univ. Oriente, 1(1) : 193-218.

LEGARÉ (J.E.H.) et ZOPPI (E.), 1961 - Notas sobre la abundancia y distribucion de Chetognatos en las aguas del oriente de Venezuela. Bol. Inst. oceanogr. Univ. Oriente, 1(1) : 149-172.

LE RESTE (L.), 1969 - Contribution à l'étude du zooplancton et plus particulièrement des Euphausiacés au large de Nosy Be (Madagascar). Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 7(4) : 39-50.

LE RESTE (L.), 1970 a - Biologie de Acetes erythraeus (Sergestidae) dans une baie du nord-ouest de Madagascar (baie d'Ambaro). Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 8(2) : 35-56.

LE RESTE (L.), 1970 b - Contribution à l'étude du rythme d'activité nocturne de Penaeus indicus et Parapenaeus acclivirostris (Crustacés Décapodes Natantia). Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 8(3) : 3-10.

LE RESTE (L.), 1971 - Rythme saisonnier de la reproduction, migration et croissance des postlarves et jeunes chez la crevette Penaeus indicus H. Milne-Edwards de la baie d'Ambaro, côte nord-ouest de Madagascar. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 9(3) : 279-292.

LE RESTE (L.), 1973 a - Etude du recrutement de la crevette Penaeus indicus H. Milne-Edwards dans la zone de Nosy Be (côte nord-ouest de Madagascar) Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 11(2) : 171-178.

LE RESTE (L.), 1973 b - Etude de la répartition spatio-temporelle des larves et jeunes postlarves de la crevette Penaeus indicus H. Milne-Edwards en baie d'Ambaro (côte nord-ouest de Madagascar). Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 11(2) : 179-190.

LE RESTE (L.), 1973 c - Zones de ponte et nurseries de la crevette Penaeus indicus H. Milne-Edwards le long de la côte nord-ouest de Madagascar. Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy Be, 32, 11 p., 16 pl., multigr.

LEVEAU (M.), 1968 - Ostracodes pélagiques recueillis lors de la troisième campagne de l'aviso "Commandant Robert Giraud". Ann. Univ. Madagascar, 6 : 125-142.

LEVEAU (M.) et SZEKIELDA (K.H.), 1968 - Situation hydrologique et distribution du zooplancton dans le nord-ouest de la Mer d'Arabie. In 2nd europ. Sympos. on mar. Biol., Sarsia, 34 : 282-295.

LONGHURST (A.R.), 1964 - The coastal oceanography of western Nigeria. Bull. Inst. franç. Afr. Noire (sér. A), 26(2) : 337-402.

LOPEZ (M.T.), 1966 - Biologia de Lucifer faxoni Borradaile, 1915, en Cananeia, Brasil (Crustacea, Decapoda, Luciferidae). Bolm. Inst. oceanogr. Sao Paulo, 15(1) : 47-54.

LOVEGROVE (T.), 1962 - The effects of various factors on dry weight values. Rapp. Procès-verbaux Cons. int. explor. Mer, 153 : 86-91.

LOVEGROVE (T.), 1966 - The determination of dry weight of plankton and the effects of various factors on the values obtained. In Some contemporaneous Studies in marine Science, H. Barnes ed. : 429-468.

MAGNIER (Y.), PITON (B.) et TERAY (A.), 1970 - Résultats des observations physocichimiques en baies d'Ambaro et d'Ampasindava de janvier 1969 à février 1970. Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy Be, 17, multigr. 66 p.

MAGNIER (Y.) et PITON (B.), 1972 - La circulation en baie d'Ampasindava (Madagascar) et ses implications biochimiques. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 10(1) : 75-98.

MAGNIER (Y.) et PITON (B.), 1973 - Les masses d'eau de l'Océan Indien à l'ouest et au nord de Madagascar au début de l'été austral (novembre-décembre). Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 11(1) : 97-113.

MANRIQUE (F.A.), 1971 - Penilia avirostris Dana signalée de nouveau dans le Pacifique américain. Crustaceana, 21(1) : 110-111.

MARGALEF (R.), 1957 - La teoria de la informacion en Ecologia. Mem. real Acad. Cienc. Artes Barcelona, 32 : 373-449.

MARGALEF (R.), 1968 - Perspectives in ecological theory. The Univ. of Chicago Press, 111 p.

MARGALEF (R.), 1969 - Estudios sobre la distribución del fitoplancton marino. Mem. real Acad. Cienc. Artes Barcelona, 40 : 3-22.

MARSHALL (S.M.), 1933 - The production of microplankton in the Great Barrier Reef region. Sci. Rep. Great Barr. Reef Exp. 1928-29, 2(5) : 111-157.

MÉNACHÉ (M.), 1957 - Etude préliminaire de l'eau de mer de surface dans la baie de Nosy Be. Mem. Inst. Rech. sci. Madagascar (sér. F), 1 : 317-323.

MÉNACHÉ (M.), 1958 a - Etude hydrologique de l'estuaire de Fascène. Mem. Inst. Rech. sci. Madagascar (sér. F), 2 : 201-284.

MÉNACHÉ (M.), 1958 b - Observations hydrologiques à la station A.G.I. de Madagascar. Bull. Inf. C.O.E.C., 10(8) : 511-514.

MÉNACHÉ (M.), 1959 - Observations hydrologiques à la station A.G.I. de Madagascar. II. Cah. Océanogr., 11(5) : 323-331.

MÉNACHÉ (M.), 1961 - Découverte d'un phénomène de remontée d'eau profonde au sud du Canal de Mozambique. Mem. Inst. Rech. sci. Madagascar (sér. F), 4 : 167-173.

MENON (K.S.), 1931 - A preliminary account of Madras plankton. Rec. Ind. Mus., 33(4) : 489-516, pl. 9-15.

MENON (M.A.S.), 1945 - Observations on the seasonal distribution of the plankton of the Trivandrum coast. Proc. Ind. Acad. Sci. (sér. B), 22 : 31-62.

MENSAH (M.A.), 1962 - The appearance on plankton from august to decembre 1962. Fish. Res. Rep., 1(1)

MENSAH (M.A.), 1966 - Zooplankton occurence over the shelf of Ghana. Actes du symposium sur l'océanographie et les ressources halieutiques de l'Atlantique tropical (Abidjan, octobre 1966), 19 : 241-254.

MICHEL (A.), COLIN (C.), DESROSIERES (R.) et OUDOT (C.), 1971 - Observations sur l'hydrologie et le plancton des abords et de la zone des passes de l'atoll de Rangiroa (archipel des Tuamotu, Océan Pacifique). Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 9(3) : 375-402.

MUKUDAN (C.), 1951 - The Pteropods and Heteropods of Madras. Thèse Univ. Madras (non lu).

NAIR (K.K.), 1954 - Medusae of Trivandrum coast. II) Seasonal distribution. Bul. centr. Res. Inst. Univ. Travancore (section C), 2(2) : 31-68.

NAIR (R.V.), 1949 - The Thaliacea of the Madras plankton. Bul. Madras Govt. Mus., n.s. (nat. Hist. section), 6(1) : 41 p., 6 pl.

NEWELL (B.S.), 1957 - A preliminary survey of the hydrography of the british East African coastal waters. Fish. Publ., London, 9 : 1-21.

NEWELL (B.S.), 1959 - The hydrography of the british east Africal coastal waters. Part 2. Fish. Publ., London, 12 : 1-18.

ODUM (E.P.) et SMALLEY (A.E.), 1959 - Comparison of population energy flow of a herbivorous and deposit-feeding invertebrates in a salt marsh ecosystem. Proc. nat. Acad. Sci. U. S., 45 : 617-622.

ORR (A.P.), 1933 - Physical and chemical conditions in the sea in neighbourhood of the Grear Barrier Reef. Sci. Rep. Gr. Barr. Reef Exp. 1928-29, 2(2) : 5-35, 1 pl.

PANNIKAR (N.K.) et JAYARAMAN (R.), 1966 - Biological and oceanographical differences between the Arabian Sea and the Bay of Bengal as observed from the Indian regions. Proc. Ind. Acad. Sci. (sér. B), 64 : 231-240.

PAQUETTE (R.G.), SCOTT (E.L.) et SUND (P.N.), 1961 - An enlarged Clarke-bumpus plankton sampler. Limn. Oceanogr., 6(2) : 230-233.

PAVLOVA (E.V.), 1971 - "Alimentation du Cladocère Penilia avirostris" (en russe). Trudy Sta. biol. Sebastopoli, 11 : 63-71.

PESTA (O.), 1912 - Wissenschaftliche Ergebnisse der Expedition nach Mesopotamien. Crustaceen. 1ste Teil : Copepodes aus dem Golf von Persien. Ann. natur Hofmus., 26 : 39-62.

PETIT (D.), BHAUD (M.), BINET (D.), BOUR (W.), [illegible] (A.), FRONTIER (S.) et LABOUTE (P.), 1969 - Le filet "Lucifer" : description, manoeuvre, performances. Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy Be, 9, multigr., 16 p., [illegible] pl.

PETIT (D.) HOUR (W.), 1971 - Zooplancton d'une baie eutrophique tropicale. Méthodologie des prélèvements. Doc. Sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy Be, 24 : 8-24, 4 pl., multigr.

PETIT (D.) et FRONTIER (S.), 1971 - Zooplancton d'une baie eutrophique tropicale. 4) Cycle annuel des poids secs. Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy Be, 24 : 39-54, 8 pl.

PETIT (D.), 1973 a - Données sur la morphologie et la croissance chez le genre Lucifer (Décapodes Sergestidae) : L. intermedius, penicillifer, hanseni, chacei, faxoni. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 11(2) : 207-228.

PETIT (D.), 1973 b - Zooplancton de la région de Nosy Be. VIII) Répartition spatio-temporelle du genre Lucifer (Décapode Sergestidae) dans la province néritique. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 11(3) : 373-385.

PICHON (Michel), 1966 - Note sur la faune des substrats sablo-vaseux infralittoraux de la baie d'Ambaro (côte nord-ouest de Madagascar). Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 4(1) : 79-94.

PICHON (Mireille), 1964 - Aperçu préliminaire des peuplements sur sables et sables vaseux, libres ou couverts par des herbiers de phanérogames marines, de la région de Nosy Be. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.) 2(4) : 5-16.

PITON (B.), PRIVÉ (M.) et TERAY (A.), 1969 - Résultats des observations physicochimiques en baie d'Ambaro de janvier 1968 à juin 1969. Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy Be, 5, multigr. 55 p.

PITON (B.) et MAGNIER (Y.), 1970 - Distributions horizontales et verticales de quelques propriétés physiques et chimiques en baie d'Ambaro. Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy Be, 19, multigr. 19 p.

PITON (B.) et MAGNIER (Y.), 1971 - Les régimes hydrologiques de la baie d'Ambaro. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 9(2) : 149-166.

PITON (B.) et MAGNIER (Y.), 1972 - Le cycle annuel des sels nutritifs et des pigments dans les baies de la côte nord-ouest de Madagascar. Ann. Univ. Madagascar (sér. Sci. Nat. Math.), 9 : 93-104.

PITON (B.), MAGNIER (Y.) et CITEAU (J.), 1973 - Une période de poussée phytoplanctonique près de Nosy Be (Madagascar) en 1971. III) Conditions hydrologiques. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 11(2) : 191-200.

PLANTE (R.), 1967 - Etude quantitative du benthos dans la région de Nosy Be. Note préliminaire. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 5(2) : 95-108.

PLANTE (R.) et PLANTE-CUNY (M.-R.), 1971 - Premiers résultats de l'étude des populations du macrobenthos et des diatomées benthiques dans une baie en milieu tropical (Madagascar). Ann. Univ. Madagascar (sér. Sci. Nat. Math.), 8 : 245-253.

PLANTE-CUNY (M.-R.), 1973 - Recherches sur la production primaire benthique en milieu tropical. I) Variations de la production primaire et des teneurs en pigments photosynthétiques sur quelques fonds sableux. Valeurs des résultats obtenus par la méthode du ^{14}C. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 11(3) : 317-348.

PLATT (T.), BRAWN (V.M.) et IRWIN (B.), 1969 - Caloric and carbon equivalents of zooplankton biomass J. Fish. Res. Bd. Canada, 26 : 2347-2349.

PLATT (T.), McDICKIE (L.) et TRITES (R.W.), 1970 - Spatial heterogeneity of phytoplankton in a near shore environment. J. Fish. Res. Bd. Canada, 27 : 1453-1473.

PLATT (T.), 1972 - Local phytoplankton abundance and turbulence. Deep Sea Res., 19 : 183-187.

POINCARÉ (H.), 1909 - Science et méthode. Flammarion, Paris, 314 p.

PRASAD (R.R.), 1954 a - The characteristics of marine plankton at an inshore station in the Gulf of Mannar near Mandapam. Ind. J. Fish., 1(1/2) : 1-36.

PRASAD (R.R.), 1954 b - Observations on the distribution and fluctuations of planktonic larvae off Mandapam. Sympos. mar. freshw. Plankton in Indopacific (FAO Indopac. Fish. Council) : 21-34.

PRASAD (R.R.), 1956 - Further studies on the plankton of the inshore waters off Mandapam. Ind. J. Fish., 3(1) : 1-42.

PRASAD (R.R.), 1958 - Plankton calendars of the inshore waters at Mandapam with a note on the productivity of the area. Ind. J. Fish., 5(1) : 170-188.

PRASAD (R.R.), 1967 - Organic production in indian waters. In "Souvenir", 20th anniversary, Central mar. Fish. Res. Inst. (Mandapam Camp) : 22-24.

PRASAD (R.R.), 1969 - Recent advances in the study of production in the Indian Ocean. Morning Rev. Lectures II (Intern. oceanogr. Congr., Moscou) : 239-248, et Coll. Repr. Int. Ind. Ocean Exp., 8 : 187-196.

PRITCHARD (D.W.), 1967 - Observations on circulation in coastal plain estuaries. In Estuaries, G. H. Lauff ed., Am. Ass. Adv. Sci. n°83 : 37-49.

RAJAGOPAL (P.K.), 1962 - Notes on the occurence of Cladocera in the Madras coastal waters. Curr. Sci., 31(11) : 467-468.

RAMAMURTHY (S.), 1953 - Hydrobiological studies in the Madras coastal waters. J. Madras Univ. (sér. B), 23 : 148-163.

RAMAMURTHY (S.), 1965 - Studies on the plankton of the north Kanara coast in relation to the pelagic fishery. J. mar. biol. Assoc. India, 7(1) : 127-149.

REDFIELD (A.C.), KETCHUM (B.H.) et RICHARDS (F.A.), 1963 - The influence of organisms on the composition of sea water. In The Sea, M. N. Hill ed., J. Wiley and Sons, 2 : 26-77.

RICHTER (G.), 1972 - Zur Kenntnis der Gattung Atlanta (Heteropoda, Atlantidae). Arch. Mol., 102 (1/3) : 85-91.

ROSE (M.), 1953 - Quelques renseignements sur le plancton des îles Tuamotu. Bull. Mus. Hist. Nat., 25 : 456-462.

RUSSELL (F.S.) et COLMAN (J.S.), 1934 - The zooplankton. I) The composition of the zooplankton of the Great Barrier Reef Lagoon. Sci. Rep. Gr. Barr. Reef Exp. 1928-29, 2(6):159-176.

RUSSELL (F.S.) et COLMAN (J.S.), 1935 - The zooplankton. IV) The occurence and seasonal distribution of the Tunicata, Mollusca and Coelenterata (Siphonophora). Sci. Rep. Gr. Barr. Reef Exp. 1928-29, 2(7) : 203-276.

SAKTHIVEL (M.), 1971 - A preliminary report on the distribution and relative abundance of Euthecosomata with a note on the seasonal variations of Limacina spp. in the Indian Ocean. Proc. Sympos. "Indian Ocean" 1967. Bul. N.I.S.I., 39 : 720-727.

SAKTHIVEL (M.), 1973 - Studies on Limacina inflata d'Orbigny (Thecosomata, Gastropoda) in the Indian Ocean. In The Biology of the Indian Ocean. Bernt Zeitzschel ed., Springer Verlag, 4(14) : 383-398.

SEGUIN (G.), 1966 - Contribution à l'étude de la biologie du plancton de surface dans la baie de Dakar (Sénégal). Etude qualitative, quantitative, et observations écologiques au cours d'un cycle annuel (février 1962 - février 1963). Bul. Inst. franç Afr. Noire (sér. A), 1 : 1-98.

SEGUIN (G.), 1970 - Zooplancton d'Abidjan (Côte d'Ivoire) : cycle annuel (1963-1964). Etude qualitative et quantitative. Bull. Inst. franç. Afr. Noire (sér. A), 3 : 607-663.

SELVAKUMAR (R.A.), 1970 - Cladoceran swarms in relation to mackerel fishery along the west coast of India. Curr. Sci., 39 : 481-482.

SENTZ-BRACONNOT (E.), 1965 - Sur la capture des proies par le Ptéropode Gymnosome Pneumodermopsis paucidens Boas. Cah. Biol. mar., 6(2) : 191-194.

SESHAPPA (C.) et JAYARAMAN (R.), 1956 - Observations in the composition of bottom muds in relation to the Phosphorus cycle in the inshore waters of the Malabar coast. Proc. Ind. Acad. Sci. (sér. B), 43(6) : 288-301.

SIMPSON (J.G.) et GRIFFITHS (R.C.), 1971 - Upwelling and biological production in the Gulf of Cariaco, Venezuela. Proyecto de Investigacion y desarrollo pesquero. Serie Recursos y exploitacion pesqueras, 2(1) : 17-23.

SMITH (F.G.W.), WILLIAMS (R.H.) et DAVIS (C.C.), 1950 - An ecological survey of the subtropical inshore waters adjacent to Miami. Ecol., 31 : 119-146.

SOURNIA (A.), 1965 a - Phytoplancton et productivité primaire dans une baie de Nosy Be (Madagascar). Comptes-rendus Acad. Sci. (groupe 11), 261(11) : 2245-2248.

SOURNIA (A.), 1965 b - Mesure de l'absorption de l'ultra-violet dans les eaux côtières de Nosy Be (Madagascar). Bull. Inst. océanogr. Monaco, 1348 : 1-12.

SOURNIA (A.), 1967 - Rythme nycthéméral du rapport "intensité photosynthétique / chlorophylle" dans le plancton marin. Cptes-rendus Acad. Sci. (sér. D), 265(14) : 1000-1003.

SOURNIA (A.) et FRONTIER (S.), 1967 - Terminologie des phénomènes liés au temps en écologie. Bull. Mus. Hist. Nat. Paris (2e série), 39(5) : 1001-1002.

SOURNIA (A.), 1968 a - Variations saisonnières et nycthémérales du phytoplancton marin et de la production primaire dans une baie tropicale à Nosy Be (Madagascar). Int. Rev. Ges. Hydrobiol., 53(1) : 1-76.

SOURNIA (A.), 1968 b - La Cyanophycée Oscillatoria (= Trichodesmium) dans le plancton marin : taxonomie et observations dans le Canal de Mozambique. Nova Hedwigia, 15 : 1-12, 2 pl.

SOURNIA (A.), 1968 c - Recherches sur le phytoplancton et la production primaire dans le Canal de Mozambique. Thèse de Doctorat d'Etat, Univ. Paris, 111 p., 12 pl., multigr.

SOURNIA (A.), 1969 - Cycle annuel du phytoplancton et de la production primaire dans les mers tropicales. Mar. Biol., 3(4) : 287-303.

SOURNIA (A.), 1970 - Les Cyanophycées dans le plancton marin. Ann. biol., 9(1/2) : 63-76.

SOURNIA (A.), 1972 - Une période de poussée phytoplanctonique près de Nosy Be (Madagascar) en 1971. II) Production primaire. Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.), 10(3) : 289-300.

SOURNIA (A.) et CITEAU (J.), 1972 - Sur la distribution du molybdène en mer et ses relations avec la production primaire. Cptes-rendus Acad. Sci. (sér. D), 275 : 1299-1302.

STEEMAN-NIELSEN (E.), 1959 - Primary production in tropical marine areas. J. mar. biol. Assoc. India, 1 : 7-12.

SUBRAHMANYAN (R.), 1959 a - Studies on the phytoplankton of the west coast of India. Part 1 : Quantitative and qualitative fluctuations of the total phytoplankton standing crop, the zooplankton standing crop and their relationsship. Proc. ind. Acad. Sci. (sér. B), 50(3) : 113-187.

SUBRAHMANYAN (R.), 1959 b - Studies of the phytoplankton of the west coast of India. Part 2 : Physical and chemical factors influencing the production of phytoplankton with remarks on the cycle of nutrients and on the relationsship of the phosphate content to fish landings. Proc. ind. Acad. Sci. (sér. B), 50(3) : 189-252.

SUBRAHMANYAN (R.), 1960 - Observations on the effects of the moonsoon in the production of phytoplankton. J. ind. Bot. Soc., 39 : 78-89.

SUBRAHMANYAN (R.) et SEN GUPTA (R.), 1963 - Studies of the plankton of the east coast of India. I) Seasonal variations in the fat content of the plankton ans its relationsship to phytoplankters and fisheries. Proc. ind. Acad. Sci., 57 (1) : 1-14.

SUBRAHMANYAN (R.) et SEN GUPTA (R.), 1965 - Studies in the plankton of the east coast of India. II) Seasonal cycle of plankton and factors affecting marine plankton production with special reference to iron content of sea water. Proc. ind. Acad. Sci., 61(1) : 12-24.

TATTERSAL (W.M.), 1936 - The zooplankton. V) The occurence and seasonal distribution of the Mysidacea and the Euphausiacea. Sci. Rep. Gr. Barr. Reef Exp. 1928-29, 2(8) : 277-289.

TAYLOR (L.R.), 1961 - Aggregation, variance and the mean. Nature, 189 : 732-735.

TEXEIRA (C.) et KUTNER (M.B.), 1962 a - Plankton studies in a mangrove environment. I) First assessment of standing stock and principal ecologica factors. Bolm. Inst. oceanogr. Sao Paulo, 12(3) : 101-124.

TEXEIRA (C.) et KUTNER (M.B.), 1962 b - Plankton studies in a mangrove environment. II) The standing stock and some ecological factors. Bolm. Inst. oceanogr. Sao Paulo, 14(1) : 12-42.

THAM (A.K.), 1953 a - A preliminary study of the physical, chemical and biological characteristics of the Singapore Strait. Col. Off. Fish. Publ., 1(4) : 1-64.

THAM (A.K.), 1953 b - A plankton calendar of Singapore Strait with suggestions for a simplified methodology. Proc. Indopacific Fish. Council, 4th meeting, section 2 : 110-114.

TOKIOKA (T.), 1942 - "Plancton de la baie d'Iwayama et des eaux côtières des îles Palao" (en japonais). Kagaku Nanyo, 5(1) : 44-55.

TOKIOKA (T.), 1960 - Droplets from the plankton net : a glimpse upon Chaetognaths and pelagic Tunicates collected in the lagoon near Noumea, New Caledonia. Pub. Seto mar. biol. Lab., 8 : 51-53.

TRANTER (D.J.) et GEORGE (J.), 1969 - Nocturnal abundance of zooplankton at Kavaratti and Kalpeni, two atolls in the Laccadive Archipelago. Sympos. on Coralls and coral Reefs, Mandapam 1969.

TRANTER (D.J.), 1971 - Seasonal variability in the biology of the eastern Indian Ocean. Prepr. meeting Kiel, 1971, on the biology of Indian Ocean, multigr.

TRANTER (D.J.), 1973 - Seasonal studies of a pelagic ecosystem (meridian 110ºE). In The Biology of Indian Ocean, Bernt Zeitzschel ed., Springer Verlag, 6(2) : 487-544.

TREGOUBOFF (G.) et ROSE (M.), 1957 - Manuel de planctonologie méditerranéenne. C.N.R.S., 2 tomes.

VANNUCCI (M.), 1963 - On the ecology of brazilian Medusae at 25º latitude S. Bolm. Inst. oceanogr. Sao Paulo, 13(1) : 143-184.

VANNUCCI (M.), SANTHAKUMARI (V.) et DOS SANTOS (E.P.), 1970 - The ecology of Hydromedusa from the Cochin area. Mar Biol., 7(1) : 49-58.

VOTH (M.D.), 1952 - Report on total solids in fish and other marine products. J. Assoc. Offic. Agri. Chemists, 35(2) : 216-219.

WICKSTEAD (J.H.), 1958 - A survey of the larger zooplankton of Singapore Strait. J. Cons. int. Explor. mer, 23(3) : 340-354.

WICKSTEAD (J.H.), 1961 - A quantitative and qualitative study of some indo-west pacific plankton. Fish Publ., Colon. Office, 16, 200 p.

WICKSTEAD (J.H.), 1963 a - The Cladocera of the Zanzibar area of the Indian Ocean with a note on the comparative catches of two nets. East Afr. Agr. Forestry J., 29(2) : 164-172, et Coll. Repr. Int. Ind. Ocean Exp., 3(140) : 94-102.

WICKSTEAD (J.H.), 1963 b - Estimates of total zooplankton in the Zanzibar area of the Indian Ocean with a comparison of the results with two different nets. Proc. Zool. Soc. London, 141(3) : 577-608, et Coll. Repr. Int. Ind. Ocean Exp., 3(141) : 103-134.

WICKSTEAD (J.H.), 1968 - Temperate and tropical plankton, a quantitative comparison. J. Zool., London, 155 : 253-269.

WIEBE (P.H.), 1970 - Small scale spatial distributions in oceanic zooplankton. Limn. Oceanogr., 15 : 205-217.

WOODMANSEE (R.A.), The seasonal distribution of the zooplankton off Chicken Key in Biskayne Bay, Florida. Ecol., 39(2) : 247-262.

WORMELLE (R.L.), 1962 - A survey of the standing crop of plankton of the Florida current. IV) A study of the distribution of the Pteropods of the Florida current. Bul. mar. Sci. Gulf Carrib., 12(1) : 95-136.

ZOPPI (E.), 1961 a - Medusas de la region este de Venezuela. Bolm. Inst. oceanogr. Univ. Oriente, 1(1) : 173-192.

ZOPPI (E.), 1961 b - Distribucion vertical del zooplancton en el golfo y extremo este de la Fosca de Cariaco. Bolm. Inst. oceanogr. Univ. Oriente, 1(1) : 219-247.

E R R A T A

p. 52, dans la formule,

au lieu de $\frac{1}{3}(k-1)$ lire $\frac{1}{3(k-1)}$

p. 179, ligne 7 à partir du bas,

au lieu de : janvier et mars lire : juillet et septembre

Le texte du présent mémoire a été présenté comme Thèse de Doctorat d'Etat, le 15 juin 1974, à l'U.E.R. des Sciences de la Mer et de l'Environnement de Marseille, devant la Commission d'Examen composée de :

MM. J.-M. PERES	Président
A. BOURDILLON	Examinateur
Mme M.-J. LAURENT M. P. BOUGIS	Invités

sous le titre :

"CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE D'UN ECOSYSTEME NERITIQUE TROPICAL : ETUDE DESCRIPTIVE ET STATISTIQUE DU PEUPLEMENT ZOOPLANCTONIQUE DE LA REGION DE NOSY BE (MADAGASCAR)".

Le chapitre 3 de la Quatrième Partie est la reproduction intégrale, effectuée avec l'aimable autorisation de l'éditeur, de l'article "Etude statistique de la dispersion du zooplancton" paru dans le Journal of experimental marine Biology and Ecology, 1973, Vol. 12, pp. 229-262 (North-Holland Publishing Company).

O. R. S. T. O. M.

Direction générale :

24, rue Bayard, 75008 PARIS

Service Central de Documentation :

70-74, route d'Aulnay - 93140 BONDY

Mission de l'O.R.S.T.O.M. à Nosy-Bé :

B. P. 68 - NOSY-BÉ (Madagascar)

IMP. S. S. C. Bondy
O. R. S. T. O. M. Éditeur

Dépôt légal : 2e trim. 1975

ISBN 2 - 7099 - 0381 - 4